

Микроорганизмы почвы

Экспериментальная станция в Ротамстеде
Эдвард Дж. Рассел

THE MICRO-ORGANISMS OF THE SOIL

BY

SIR E. JOHN RUSSELL, F.R.S.

AND

MEMBERS OF THE BIOLOGICAL STAFF OF THE
ROTHAMSTED EXPERIMENTAL STATION

WITH DIAGRAMS

LONGMANS, GREEN AND CO.

39 PATERNOSTER ROW, LONDON, E.C. 4

NEW YORK, TORONTO

BOMBAY, CALCUTTA AND MADRAS

1923

Электронная книга проекта "Гутенберг" о почвенных микроорганизмах

Эта электронная книга предназначена для использования любым человеком в любой точке Соединенных Штатов и большинства других частей мира бесплатно и практически без каких-либо ограничений. Вы можете скопировать его, раздать или повторно использовать в соответствии с условиями лицензии Project Gutenberg, прилагаемой к этой книге, или онлайн по адресу www.gutenberg.org. Если вы находитесь за пределами Соединенных Штатов, вам необходимо ознакомиться с законами страны, в которой вы находитесь, прежде чем использовать эту электронную книгу.

Название: Микроорганизмы почвы

Автор: эдвард Дж. Рассел

Экспериментальная станция в Ротамстеде

Дата выхода: 3 августа 2022 г. [Электронная книга № 68670]

Последнее обновление: 18 октября 2024 г.

Язык: Английский

Оригинальная публикация: Великобритания: Longmans, Green and Co, 1923

Кредиты: Шарлин Тейлор, Гарри Ламе и команда онлайн-корректоров по адресу <https://www.pgdp.net> (Этот файл создан на основе изображений, щедро предоставленных интернет-архивом / Канадскими библиотеками)

*** НАЧАЛО ПРОЕКТА "ЭЛЕКТРОННАЯ КНИГА ГУТЕНБЕРГА "МИКРООРГАНИЗМЫ ПОЧВЫ" ***

Пожалуйста, ознакомьтесь с [примечаниями переписчика](#) в конце этого текста.

Изображение обложки создано для этого текста и находится в общественном достоянии.

**МОНОГРАФИИ РОТАМСТЕДА По СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ НАУКЕ
ПОД РЕДАКЦИЕЙ сэра Э. Дж. РАССЕЛА, D.Sc . (Лонд.), F.R.S.**

МИКРООРГАНИЗМЫ ПОЧВЫ

МОНОГРАФИИ РОТАМСТЕДА По СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ НАУКЕ.
Под редакцией сэра Э. ДЖОНА РАССЕЛА, D.Sc., F.R.S.

За последние десять лет произошли заметные изменения в знаниях о взаимоотношениях между почвой и растущим растением. Тема включает в себя физические, биологические и химические соображения, и ее разветвления в настоящее время настолько обширны, что их невозможно удовлетворительно подробно рассмотреть ни в одной книге. В совокупности эти монографии охватывают все вопросы. В "Почвенных условиях и росте растений" представлены общие положения: в монографиях различные разделы подробно и критически рассматриваются

руководителями соответствующих отделов в Ротамстеде. Таким образом, обеспечивается однородная обработка, которая, как мы надеемся, значительно облегчит использование серии.

ПОЧВЕННЫЕ УСЛОВИЯ И РОСТ РАСТЕНИЙ, Четвертое издание.

Автор: сэр Э. Джон Рассел, 16-я Королевская разведывательная служба, с. нетто.

В стадии подготовки находятся следующие тома:—

УДОБРЕНИЕ ЛУГОВ ДЛЯ ЗАГОТОВКИ СЕНА	Уинифред Э. Бренчли, D.Sc., F.Z.S.
МИКРООРГАНИЗМЫ ПОЧВЫ	сэра Э. Джона Рассела, F.R.S., и членов биологического персонала экспериментальной станции в Ротамстеде.
ФИЗИКА ПОЧВЫ	Б. А. Кина, B.Sc.
ПОЧВЕННЫЕ ПРОСТЕЙШИЕ	Д. В. Катлера, магистра медицины и Л. М. Крампа, M.Sc.
ПОЧВЕННЫЕ БАКТЕРИИ	Х. Г. Торнтон, M.A.
ПОЧВЕННЫЕ ГРИБЫ И ВОДОРОСЛИ	У. Б. Брайерли, С. Т. Джусона, B.Sc., и Б. М. Роуч (Бристоль), D.Sc.
ХИМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОЧВЕ	Х. Дж. Пейдж, B.Sc.

ЛОНГМАНС, ГРИН И КО.,
ЛОНДОН, НЬЮ-ЙОРК, ТОРОНТО, БОМБЕЙ, КАЛЬКУТТА И МАДРАС.

МИКРООРГАНИЗМЫ ПОЧВЫ

Сэром Э. ДЖОНОМ РАССЕЛЛОМ, Ф.Р.С.
И ЧЛЕНАМИ БИОЛОГИЧЕСКОГО ПЕРСОНАЛА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ СТАНЦИИ В РОТАМСТЕДЕ
СО СХЕМАМИ

ЛОНГМАНС, ГРИН И КО.
ПАТЕРНОСТЕР-РОУ, 39, ЛОНДОН, ЕС 4
НЬЮ-ЙОРК, ТОРОНТО
БОМБЕЙ, КАЛЬКУТТА И МАДРАС
1923

Сделано в Великобритании

Введение.

Цель этого тома - в общих чертах изложить наши нынешние знания о взаимоотношениях популяции живых организмов в почве друг с другом и с поверхностной растительностью. Показано, что существует тесная взаимосвязь с растительностью, поскольку популяция почвы почти полностью зависит от растущего растения в отношении энергетических материалов, в то время как растение в равной степени зависит от деятельности почвенной популяции по удалению остатков предыдущих поколений растений и продолжению производства в почве простых веществ, таких как нитраты, которые необходимы для его роста. Однако также показано, что почвенная популяция поглощает питательные вещества для растений и что некоторые из ее представителей могут непосредственно повредить растущему растению.

Почвенная популяция настолько сложна, что очевидно, что ни один человек не может рассматривать ее в целом в каких-либо деталях, и в то же время она играет настолько важную роль в почвенном хозяйстве, что ее необходимо серьезно изучить. Таким образом, командная работа становится незаменимой, и, к счастью, в Ротамстеде это стало возможным.

Здесь с каждой группой организмов имеет дело лицо, в первую очередь ответственное за этот конкретный раздел работы. План книги был тщательно обсужден всеми авторами, и предмет уже был представлен в курсе лекций, прочитанных в Университетском колледже Лондона под эгидой Ботанического совета Лондонского университета. Интерес, проявленный к этим лекциям, заставляет нас надеяться, что этот предмет может заинтересовать более широкую публику, и прежде всего некоторых молодых исследователей в области биологических наук. Они обнаружат, что она изобилует большими научными проблемами, и те, кто занимается ею, испытывают удовлетворение, которое с годами возрастает, от осознания того, что их работа представляет интерес не только для них самих, но и имеет огромное значение для удовлетворения интеллектуальных и материальных потребностей всего сообщества.

Содержание.

ГЛАВА	СТРАНИЦА
I. Развитие идеи почвенной популяции Сэр Э. Джон Рассел, Ф.Р.С., директор.	1
II. Появление бактерий в почве —Деятельность, связанная с получением энергии Г. Г. Торнтон, бакалавр, заведующий кафедрой бактериологии.	20
III. Условия, влияющие на активность бактерий в почве —Деятельность, связанная с потреблением белковых строительных материалов Г.Г. Торнтон, бакалавр, заведующий кафедрой бактериологии.	39
IV. Простейшие почвы, I. Д. В. Катлер, магистр, заведующий кафедрой протозоологии.	66

V.	Простейшие почвы, II.	77
	Д. В. Катлер, магистр, заведующий кафедрой протозоологии.	
VI.	Почвенные водоросли	99
	В. Мюриэль Бристоль, Д. Ф. Н., Альголог.	
VII	Почвенные грибы—Возникновение грибов в почве	118
Устава.	У. Б. Брайерли, D.Sc ., Заведующий кафедрой микологии.	
VIII.	Почвенные грибы —жизнь грибов в почве	131
	У. Б. Брайерли, D.Sc ., Заведующий кафедрой микологии.	
IX.	Фауна беспозвоночных почвы (кроме простейших)	147
	А. Д. Иммс, D.Sc ., Заведующий кафедрой энтомологии.	
X.	Химическая активность почвенного покрова и ее связь с растущим растением	164
	Сэр Э. Джон Рассел, Ф.Р.С., директор.	
	Индекс	181

ГЛАВА I. РАЗВИТИЕ ИДЕИ ПОЧВЕННОГО НАСЕЛЕНИЯ.

С древнейших времен земледельцы были знакомы с идеей о том, что разложение растительных и животных веществ происходит в почве и что этот процесс тесно связан с плодородием почвы.

К середине девятнадцатого века были известны три различных способа, с помощью которых происходило разложение. С незапамятных времен один из них особенно ассоциировался с плодородием почвы, поскольку он давал начало перегною, черному липкому веществу, содержащемуся в навозе на ферме или в почве, которое до 1840 года считалось особой пищей растений. Однако более старые авторы не дают подробного описания процесса или условий, в которых он происходил.

Второй приводил к образованию нитратов. Этот процесс стал известен как нитрификация: он был описан Георгиусом Агриколой (1494-1555) в его книге "О металликe", и он имел большое значение в семнадцатом и восемнадцатом веках, поскольку использовался для производства пороха в великих войнах того периода. Условия для создания успешных слоев селитры были настолько тщательно исследованы, что до недавнего времени к знаниям 1770 года[A] добавлялось мало новых знаний. Этот процесс, однако, обычно не связывали с плодородием почвы, хотя и Глаубер (1656), и Мэйоу (1674) настаивали на этой связи.

[A] See the remarkable collection of papers entitled "Instructions sur l'établissement des nitrières," publié par les Régisseurs-généraux des Poudres et Salpêtre. Париж, 1777 год.

Третий тип разложения был выдвинут на первый план Либихом в 1840 году.[7] [В] Рассматривая разложение органических веществ в свете новейших достижений химии, он пришел к выводу, что этот процесс представляет собой медленное химическое окисление, которому он дал название “Eremacausis”. Он признавал, что образуется гумус, но рассматривал его лишь как промежуточный продукт и категорически отрицал его важность для плодородия почвы. Истинными агентами фертильности, по его мнению, были конечные продукты — CO_2 , калий и другие щелочные соли, фосфаты, силикаты и т.д. Далее он блестяще доказал, что вместо внесения в почву фермерского двора или аналогичных удобрений было бы в целом быстрее и лучше вносить эти минеральные соединения, полученные из других источников, чем ждать медленного процесса высвобождения в результате разложения. По какой-то причине, которую трудно понять, он упустил из виду нитрификацию и ту роль, которую нитраты могут играть в плодородии почвы. Лоус и Гилберт[6] были очень привлечены этой новой идеей; они показали, что она была неполной, поскольку не учитывала необходимость снабжения культуры азотными соединениями. Когда к золе Либиха добавляли соли аммония, полученная смесь оказывала почти такой же удобрительный эффект, как навоз со двора фермы. Лоус сразу же понял огромную практическую важность этого открытия и основал фабрику по производству искусственных удобрений. Однако он не стал более внимательно следить за этим с научной точки зрения.

[В] Номера относятся к краткой библиографии на [стр. 18](#).

И Лоус, и Гилберт были в постоянном контакте с идеей разложения в почве, и они придавали такое большое значение соединениям азота в питании растений, что нелегко понять, как они упустили связь с нитрификацией. Но они сделали это и, подобно другим английским и немецким рабочим того времени, считали, что корни растений усваивают азот в виде аммиака. За первые десять лет истории Ротамстеда было проведено всего несколько экспериментов с нитратами, и только по прошествии тридцати пяти лет они были систематически изучены.

Именно Буссинготом[2] и во Франции впервые была признана связь между нитрификацией и плодородием почвы. Новость дошла до Англии, но ее не приняли, хотя Уэй, один из самых блестящих агрохимиков своего времени, показал, что нитраты образуются в почвах, в которые были добавлены азотистые удобрения, и что по своему удобрительному эффекту они сравнимы с солями аммония.[12] “Французские химики, ” писал он в 1856 году, “ идут дальше, некоторые из них теперь отстаивают точку зрения, что растения используют соединения азота именно в форме азотной кислоты. В настоящее время я с этой точкой зрения не согласен, и здесь достаточно признать, что азотная кислота в форме нитратов имеет, по крайней мере, очень высокую ценность в качестве удобрения ”. Действительно, Кульманн зашел так далеко, что утверждал, что нитраты, обнаруженные в почве, были там восстановлены до аммиака, прежде чем произошло их усвоение растениями. Работы физиологов растений шестидесятых годов по водным культурам окончательно показали правильность французской точки зрения.

Даже когда важность нитрификации была осознана, ее механизм не был понят: одни думали, что это химический, другие - физический процесс. И снова объяснение пришло из Франции. Пастер в 1862 году выразил мнение, что нитрификация, вероятно, будет биологическим действием, поскольку чисто химическое окисление органических веществ встречается очень редко. “Выводы из этих идей”, как говорит нам Шлезинг, они с Мюнцем в ходе незабываемого

расследования прояснили всю проблему и в 1877 году открыли путь к наиболее плодотворной области исследований.^[10] Формальное описание дано в его статьях в “Comptes Rendus”, но более живой отчет содержится в его лекциях перед *Высшей прикладной школой государственных предприятий*, которые, хотя и не были напечатаны, были собраны и изданы его выдающимся сыном, и копия этой работы находится среди сокровищ библиотеки Ротамстеда.

Его попросили изучить очистку сточных вод, и они с Мюнцем показали, что это связано с нитрификацией. Процесс начинался медленно, затем он продолжался быстро. Почему, спрашивали они, произошла задержка? Их не должно было быть, если процесс был физическим или химическим, и тот факт, что он происходил, явно указывал на биологическое действие. Процесс был остановлен парами хлороформа, но его можно было возобновить после удаления паров путем добавления небольшого количества свежего грунта.

Важность этой работы в связи с плодородием почвы была немедленно осознана Уорингтоном, который недавно приехал в Ротамстед.^[11] Он быстро подтвердил результат и сделал ценное открытие, что были задействованы две стадии — превращение аммиака в нитрит одним организмом и нитрита в нитрат другим. Он предпринимал долгие и настойчивые попытки выделить организмы из почвы, используя лучшую технику своего времени, но, хотя он обнаружил множество бактерий, ни одна из них не могла нитрифицировать соли аммония; тем не менее, почва делала это легко. В течение многих лет он продолжал свои попытки найти нитрифицирующий организм, но всегда терпел неудачу. Его здоровье было слабым, его жизнь в Ротамстеде не была счастливой из-за разногласий с Гилбертом, и хотя его другая исследовательская работа была успешной, это исследование, на которое он положил свое сердце, не продвигалось; бактериологическая техника еще не была достаточно продвинута. Прошло десять горьких, разочаровывающих лет, и венец разочарования наступил, когда Виноградский, молодой бактериолог из Парижа, изменил методику и преуспел сразу в выделении как нитритообразующих, так и нитратсодержащих организмов.^[13]

Многочисленные бактерии, обнаруженные Уорингтоном в почве, наводили на мысль о наличии почвенной популяции, и эта идея была значительно усилена другим направлением исследований, которое проводилось во Франции. Буссингоу показал, что почвы поглощают кислород и выделяют углекислый газ; Шлезинг расширил это открытие, как и Волльни. Был сделан вывод, что окисление является результатом деятельности почвенных организмов по разложению органического вещества почвы и, таким образом, подготовке пути для нитрифицирующих организмов.

Третья важная функция почвенных бактерий была раскрыта Бертло.^[1] Было известно, что значительная потеря азота из почвы происходила в результате превращения соединений азота в нитраты, которые впоследствии вымывались дренажными водами. Из этого неизбежно следовало, что запас азотных соединений в почве должен был давным-давно истощиться, если бы в почву не добавлялись азотистые соединения. Бертло утверждал, что должна происходить фиксация атмосферного азота, и, следуя преобладающему во Франции течению мысли, он приписал это бактериям. Он подтвердил это предположение, подвергнув почву воздействию воздуха в таких условиях, при которых пыль, дождь и т.д. были исключены, и обнаружил увеличение процентного содержания азота.

Оглядываясь назад на проделанную работу, трудно понять результат. Фиксация азота - это процесс, который поглощает энергию, и для этого должен был потребоваться какой-то источник энергии, который, по-видимому, не был предоставлен. Но, несмотря на этот недостаток, исследование сразу же принесло плоды, поскольку дало ключ к другой проблеме, которая долгое время ставила в тупик агрономов.

Давно было известно, что рост бобовых культур, в отличие от других, обогащает почву,^[C] и Лоус и Гилберт показали, что это связано с увеличением содержания азота в почве. Но никакого объяснения найти не удалось, пока Хеллригель и Уилфарт не решили проблему.^[4] При изучении азотного питания злаковых и бобовых культур они обнаружили, что злаковые растения погибали в отсутствие нитрата, а в его присутствии обеспечивали рост, который регулярно увеличивался при поступлении нитратов; в то время как бобовые растения иногда погибали, а иногда процветали при отсутствии нитратов и вели себя столь же неустойчиво при увеличении поступления нитратов. Когда растения процветали, на корнях неизменно присутствовали клубеньки, но не иначе. Таким образом, они пришли к выводу, что азотное питание бобовых растений отличается от азотного питания злаковых и зависит от какого-то фактора, который иногда учитывался в их экспериментах, а иногда нет, и, в любом случае, был связан с клубеньком. Зная, что клубеньки на корнях бобовых растений содержат бактериоподобные тела, и помня результаты Бергло, они исследовали возможность фиксации бактерий. Они простерилизовали песок и обнаружили, что у гороха неизменно не образовывались клубеньки и он погибал, но после добавления небольшого количества садовой почвы клубеньки обнаруживались и получался интенсивный рост.

^[C] “Из бобовых растений фасоль лучше всего оживляет почву ... поскольку растение имеет рыхлый рост и легко гниет, поэтому жители Македонии и Фессалии переворачивают землю, когда оно цветет” (то есть закапывают его в землю, если почва бедная). Теофраст, “Исследование растений”, bk. viii. 2 и bk. ix. 1. Эта книга представляет глубокий интерес для агрономов и ботаников. Теперь доступен превосходный перевод сэра Артура Хорта. (Классическая библиотека Леба.)

Химический анализ показал значительную фиксацию газообразного азота, который Хеллригель связал с организмом клубеньков. Это оказалось правильным, и фиксация азота бактериями в настоящее время является хорошо признанным процессом, условия которого тщательно прорабатываются. Известны два типа организмов — те, которые связаны с бобовыми растениями, и те, которые живут в свободном и независимом состоянии в почве. Из последних клостридий, выделенный Виноградским, является анаэробным, а азотобактерия Бейеринка - аэробной. Важными условиями являются то, что должен быть предоставлен источник энергии — обычно в виде сахара, — что среда не должна быть кислой и что должно присутствовать достаточное количество фосфата.

Вся эта блестящая работа была проделана за короткий промежуток времени в десять лет с 1880 по 1890 год. Вдохновение в каждом случае пришло из Франции, и его можно проследить непосредственно до Пастера, хотя оно пришло намного позже его собственных работ по бактериологии. Сейчас нам невозможно представить, с каким трепетом и изумлением студенты, преподаватели и писатели тех дней узнавали, что питание растений, а следовательно, рост сельскохозяйственных культур и питание самих себя были в значительной степени результатом деятельности бактерий в темных углублениях почвы. Неудивительно, что эти идеи зашли

слишком далеко, что популяция в почве рассматривалась исключительно как бактериальная и что важные химические и физические изменения иногда упускались из виду.

Постепенно наступила неизбежная реакция и несколько изменились перспективы. Дальнейшие исследования показали присутствие в почве почти всех видов бактерий, которые были обнаружены. Некоторые из них почти наверняка находились в состоянии покоя в виде спор, и у нового поколения работников возникло неприятное ощущение, что доводы о подавляющем значении бактерий в хозяйстве почвы были не слишком хорошо обоснованы. Было показано, что разложение соединений азота с образованием аммиака происходило бы без участия микроорганизмов, если бы, как предположительно и произошло, растительные ферменты продолжали действовать после того, как они попали в почву. Даже окисление аммиака до нитрата — великого оплота биологической школы — было осуществлено с помощью химических веществ. Фиксация азота в почвенных условиях была за пределами возможностей химиков, и здесь было общепризнано, что активными агентами являются бактерии. И, наконец, химики сами выдвинули на первый план ряд тел — коллоиды, — замечательные свойства которых казались безгранично расширяемыми и, вдобавок, были достаточно непостижимы для обычного студента, чтобы постичь большую часть великолепия неизвестного.

Однако все это время преданные своему делу работники были заняты исследованием уже отвоеванной земли, совершенствованием техники, подсчетом количества бактерий в почве и попытками измерить степень бактериальной активности. Большая часть ценности этой работы была ограничена тем обстоятельством, что бактерии считались более или менее постоянными по численности и активности, так что предполагалось, что для характеристики положения в данной почве необходимо было одно определение.

Таково было состояние предмета, когда им всерьез занялись в Ротамстеде. Прежде чем обратиться к сельскому хозяйству, писатель изучал механизм определенных медленных химических окислений, и одним из его первых экспериментов в сельском хозяйстве было изучение явлений окисления в почве. Полученные результаты согласуются с биологическим объяснением Шлезинга: когда почва была полностью стерилизована, окисление почти прекратилось. Но в результате аварии с автоклавом было сделано поразительное открытие, что частичная стерилизация увеличивает скорость окисления и, следовательно, предположительно бактериальную активность. Однако это замечательное явление уже наблюдалось, и было показано, что таким образом повышается как численность бактерий, так и плодородие почвы. Полное расследование было начато в 1907 году доктором Хатчинсоном и писателем.^[9] С самого начала явления были признаны динамическими, а не статичными, и темпы изменений всегда определялись: таким образом, численность бактерий, содержание нитратов и аммиака оценивались по прошествии нескольких периодов. Тщательное изучение кривых показало, что химические и бактериальные изменения были достаточно схожими, чтобы обосновать мнение о том, что бактерии были основными причинами образования аммиака и нитратов; хотя небιологическое химическое воздействие не исключалось, не было никаких доказательств того, что оно играло какую-либо важную роль. Таким образом, была продемонстрирована важность микроорганизмов в почве.

Фактор, вызывающий увеличение численности бактерий после частичной стерилизации, был изучен путем выяснения, какие агенты будут, а какие нет, способствовать увеличению численности, например, было обнаружено, что увеличение численности бактерий стало

возможным при нагревании почвы до 56 ° С, но не при 40 ° С. Опять же, было показано, что высокие показатели в частично стерилизованных почвах на некоторое время увеличивались, если в частично стерилизованную почву добавляли немного свежей необработанной почвы, но впоследствии они значительно снижались. Объединив все результаты, оказалось, что действовала какая-то биологическая причина, снижающая численность бактерий в нормальных почвах, но не — или не так сильно — в частично стерилизованных почвах. Детально изученные данные свидетельствовали о том, что простейшие являются средством, снижающим численность бактерий, и они были обнаружены в необработанных, но не в обработанных почвах. Поэтому была выдвинута гипотеза о том, что бактерии - не единственные представители почвенной популяции, но что простейшие также присутствуют, сдерживая их и, следовательно, отрицательно влияя на производство растительной пищи.

Этот вывод вызвал значительные споры. Утверждалось, что простейшие не были обычными обитателями почвы, а лишь случайными посетителями, и, в любом случае, они были там только в виде цист; утверждалось, что почвенные условия не были подходящими для крупных организмов, таких как простейшие. К этому возражению нельзя было отнестись легкомысленно, но, с другой стороны, эксперименты казались вполне обоснованными. Поскольку ни доктор Хатчинсон, ни автор статьи не были протозоологами, доктору Т. Гуди и (после его ухода) мистеру Кеннету Р. Левину было предложено попытаться выяснить, совершенно независимо от исследования частичной стерилизации, являются ли простейшие нормальными обитателями почвы, и если да, то находятся ли они в трофическом состоянии, и каков их образ жизни и их связь с почвенными бактериями. Если бы оказалось, что простейшие не имеют к этому никакого отношения, были бы предприняты поиски какого-нибудь другого организма. Гуди показал, что инфузории не особенно важны; Левин вскоре продемонстрировал существование трофических амфибий и жгутиконосцев. К сожалению, он был убит на войне прежде, чем далеко продвинулся в работе. После перемирия мистер Катлер принял руководство работой: он сам расскажет об этом в [главах IV. и против](#) того, что он сделал.

На первый взгляд может показаться, что решить вопрос такого рода сравнительно легко, исследуя почву под микроскопом или стерилизуя ее и последовательно вводя бактерии и известные типы простейших. К сожалению, ни один из этих методов не является простым на практике. Невозможно заглянуть в почву под микроскопом, а методы извлечения небольших кусочков почвы на предметном стекле при высокой или даже низкой мощности не дают никакой информации, потому что частицы почвы обладают замечательной способностью привлекать и прочно удерживать простейших, и, без сомнения, также бактерии; действительно, для простейших (которые были исследованы более полно), по-видимому, существует нечто похожее на способность насыщения (см. [Рис. 9](#), стр. 78). Кроме того, полная стерилизация почвы не может быть осуществлена без одновременного изменения ее химических и физических свойств и изменения ее как среды обитания микроорганизмов. Катлер, однако, преодолел трудности и показал, что внесение простейших в стерилизованную почву, а затем повторное заражение бактериями значительно сокращает численность этих организмов.

Таким образом, принятый метод заключается в проведении переписи населения и производства. Разрабатываются методы подсчета, и через установленные промежутки времени производятся максимально точные оценки численности различных организмов в естественной полевой почве. Одновременно, где это возможно, проводится определенная оценка проделанной работы. Детали переписи окончательно согласовываются по согласованию со

Статистическим управлением, чтобы гарантировать, что данные будут обладать достаточной статистической ценностью. Из полученных результатов можно извлечь очень ценную информацию о жизни населения, влиянии внешних условий и т.д.

Самое важное исследование такого рода, проведенное в Ротамстеде, было организовано мистером Катлером.[3] Была собрана команда из шести рабочих, и в течение 365 дней без перерыва они каждый день подсчитывали инфузорий, амфибий, жгутиконосцев и бактерий на участке пахотной земли, выделяя не менее семнадцати различных видов простейших. Сделанные выводы были тщательно проверены Статистическим управлением.

Из простейших было обнаружено, что жгутиконосые наиболее многочисленны, следующими были амбы, а инфузорий было намного меньше. Численность каждого организма менялась изо дня в день таким образом, что это убедительно свидетельствовало о существенно трофической природе популяции простейших. Численность *amoebae* — особенно *Difflugia* и вида под названием *a* — была тесно связана с численностью бактерий: когда *amoebae* были многочисленны, бактерий было мало, и наоборот. Детальное исследование показало, что бактерии, вероятно, были причиной колебаний численности бактерий, но г-ну Катлеру пока не удалось выяснить, почему колебались бактерии; не похоже, что температура, содержание влаги, подача воздуха или пищи были определяющими причинами. Жгутиковые и инфузории также демонстрировали большие колебания, достигавшие в одном случае — *Oicomonas* — определенной периодичности, по-видимому, однако, не связанной с численностью бактерий или, насколько можно судить, с внешними условиями влажности, температуры и снабжения пищей, и не согласующейся с колебаниями *amb*. Однако нельзя быть уверенным, что отсутствие согласия между кривыми, выражающими численность простейших, и физическими факторами подразумевает отсутствие причинно-следственных связей: наблюдения (хотя и лучшее, что пока можно сделать), по общему признанию, неполные. Если бы мы видели только конец ветви дерева и не могли увидеть никакой связи со стволом, нам было бы очень трудно найти взаимосвязь между его движением и ветром; независимо от направления ветра, он двигался бы назад и вперед почти одинаково, и даже когда ветер дул вдоль плоскости его движения, он так же часто двигался бы против ветра, как и вместе с ним.

Тем временем были получены доказательства того, что двадцатичетырехчасовой интервал, принятый протозоологическим персоналом, был слишком большим для бактерий, и соответственно Бактериологический отдел под руководством мистера Торнтона еще больше усовершенствовал метод. Подсчет бактерий производился каждые два часа, днем и ночью, в течение нескольких периодов по шестьдесят или восемьдесят часов без перерыва. Форма кривой предполагает, что два часа, вероятно, достаточно близки, и в настоящее время подсчет с более короткими интервалами не предполагается. Но в сутках есть по крайней мере один максимум и один минимум, хотя бактериальный день, по-видимому, не соответствует нашему, и невозможно проследить какую-либо связь с кривой суточной температуры.

Содержание нитратов в почве было одновременно определено мистером Пейджем и обнаружило, что оно меняется от часа к часу, но колебания не сильно соответствовали численности бактерий; этого, однако, не обязательно было ожидать. Производство нитратов включает в себя различные стадии, и любое запаздывание приведет к нарушению согласованности нитратных и бактериальных кривых. Есть предположение о задержке, но

необходимо провести дополнительные подсчеты, прежде чем ее можно будет считать установленной.

Изучение этих и других нитратных кривых, полученных в Ротамстеде, выявило еще одно замечательное явление. На этих участках не растет урожай, и в течение восьмидесяти часов не было дождя, однако нитраты исчезают значительную часть времени. Куда они деваются? В настоящее время самым простым объяснением, по-видимому, является то, что он поглощается микроорганизмами. Аналогичный вывод был сделан на основе исследования истощения почвы азотом. Весь нитрат, теоретически доступный из органического вещества почвы, не получается в течение нескольких часов или даже дней; в одном из наших экспериментов в Ротамстеде нитрификация все еще продолжается и далека от завершения, даже по прошествии пятидесяти трех лет. Предлагаемое в настоящее время объяснение состоит в том, что часть нитрата постоянно поглощается микроорганизмами и позже регенерируется.

Итак, какие организмы, как можно предположить, поглощают нитраты из почвы? Известно, что определенные бактерии и грибы используют нитраты, и, естественно, водоросли также рассматриваются в качестве возможных агентов. Поэтому для изучения почвенных водорослей была приглашена доктор Мюриэль Бристоль. Ее рассказ приведен [в главе VI](#). Она обнаружила их не только на поверхности, но и разбросанными по всему слою почвы, даже в темноте глубиной 4, 5 или 6 дюймов, куда никогда не проникает свет и где фотосинтез, как мы его понимаем, невозможен. Очевидно, что необходимы некоторые изменения в их образе жизни, и вполне может случиться, что они ведут сапрофитный образ жизни. Доктор Бристоль, однако, пока не смогла с какой-либо уверенностью подсчитать количество водорослей в почве, хотя и сделала некоторые подсчеты численности.

Количественная работа с популяцией в почве указывает на другие возможности, которые в настоящее время исследуются. Наблюдаются не только суточные колебания численности, но, насколько можно судить по результатам измерений, и сезонные. По-видимому, наблюдается некоторое значительное увеличение численности бактерий, простейших и, возможно, водорослей и грибов весной, за которым следует снижение летом, повышение осенью и снова снижение зимой. В настоящее время мы не в состоянии объяснить это явление и не можем быть уверены, что оно носит общий характер, пока не будет накоплено гораздо больше данных.

В случае с простейшими и водорослями была определенная причина искать их в почве.

Другая часть популяции, грибы, были просто обнаружены, и в настоящее время у нас есть лишь ограниченные представления об их функциях. Старые работники считали, что они преобладают на кислых почвах, в то время как бактерии преобладают на нейтральных почвах. Современные работники показали, что грибы, включая актиномицеты, являются нормальными обитателями любых почв. Попытки количественных оценок серьезно осложняются тем фактом, что в ходе манипуляций отдельный кусочек мицелия может распасться на фрагменты, каждый из которых будет считаться за единицу, в то время как отдельное скопление спор может исчисляться тысячами. Таким образом, был достигнут незначительный прогресс в количественных показателях, которые оказались столь плодотворными для простейших. Доктор Брайерли приводит [в главах VII. и VIII.](#), критический отчет о работе, проделанной над грибами.

В дополнение к уже рассмотренным организмам существуют и другие, более крупные по размеру. Нематоды почти видны невооруженным глазом, большинство из них

свободноживущие и, вероятно, способствуют разложению растительных остатков, хотя некоторые паразитируют на живых растениях и наносят большой вред клеверу, овсу и реже луку, луковицам и картофелю. Кроме того, существуют насекомые, многоножки и другие, воздействие которых на почву до конца не известно. Особое значение придается дождевым червям не только потому, что они являются крупнейшими по размеру и совокупному весу среди почвенной популяции, но и из-за большой роли, которую они играют в аэрации почвы, постепенно переворачивая ее и внося тесную примесь мертвых растительных остатков, как впервые продемонстрировал Дарвин. Дождевые черви являются великими распределителями энергетического материала среди микроскопической популяции. Систематическая количественная работа над этими более крупными формами появилась совсем недавно, и д-р Иммс в [главе IX](#) обсуждает наши нынешние знания.,,

ТАБЛИЦА I.

Население почвы, Ротамстед, 1922г.

(Данные для водорослей и грибов являются лишь первым приближением и имеют значительно меньшую ценность, чем данные для бактерий и простейших.)

	Количество на грамм почвы.	Приблизительный вес на Акр			Азот в организмах. фунт.
		живых организмов. фунт.		Сухое вещество в организмах. фунт.	
<i>Бактерии</i> —					
Высокий уровень	45 000 000	50	}	2	0·2
Низкий уровень	22,500,0 00	25			
<i>Простейшие</i> —					
<i>Инфузории</i> —					
Высокий уровень	1,000	—		—	—
низкий уровень	100	—		—	—
<i>Amoebæ</i> —					
Высокий уровень	280 000	320	}	12	1·2
Низкий	150 000	170			

уровень
*Жгутик
оносцев*
—

Высокий уровень	770 000	190	}	7	0·7
Низкий уровень	350 000	85			
<i>Водорос лей</i> (не сине- зеленых)	[100 000]	125		6	0·6
Сине- зеленых	Неизвес тно.	—		Скажи 6	Скажи 0·6

Грибов
—

Высокий уровень	[1,500,00] 0	1700	}	60	6·0
Низкий уровень	[700,000]	800			
		93			9·3
				= 4 части азота на 1,000,000 почвы.	

Более крупные организмы.

	Цифры на акр. [D]		Приблизительный вес		Сухое вещество		Азот	
	Ма- нур.	Не- ма- нур.	живых организмов.	на акр	в организмах.	в организмах.	в организмах.	в организмах.
			Ма- нур.	Не- ма- нур.	Ма- нур.	Не- ма- нур.	Ма- нур.	Не- ма- нур.
<i>Олигохе т</i> (Куликов)—			ЛБ.	фунт.	фунт.	фунт.	фунт.	фунт.
Нематод ы, и т. д.	3,609,00 0	794,000	9	2	3	1	—	—
Мугіарод а	1,781,00 0	879,000	203	99	85	42	4	2

насеком ыми	7,727,00 0	2,475,00 0	34	16	14	6	1	1
дождев ых червей	1,010,00 0	458,000	472	217	108	50	10	5
итого					210	99	15	9

Общего органического вещества (сухого веса) на этой почве = 126,000 фунт. за акр.

Общее содержание азота = 5700 фунтов на акр. (1 фунт азота на акр = 0.4 части на 1 000 000 почвы.)

[D] На глубину 9 дюймов. Вес почвы составляет примерно 1 000 000 килограммов.

Есть ли какие-либо другие важные представители почвенной популяции? Как уже было показано, метод исследования почвенной популяции, используемый в Ротамстеде, заключается в выявлении химическими методами изменений, происходящих в почве; в определении биологическими методами, какие организмы способны вызывать эти изменения; а затем в завершении цепочки доказательств путем отслеживания взаимосвязи между численностью или активностью этих организмов и величиной произведенных изменений. Список в том виде, в каком мы знаем его сегодня, приведен в [Таблице I](#).

Метод, однако, не указывает, является ли отчет достаточно полным или можно ли обнаружить другие организмы. Мы могли бы, конечно, положиться на эмпирическую охоту за организмами или на случайные открытия, такие как те, которые привели Гуди к обнаружению загадочных ризопод протеомиксанов, которые пока не могут быть с уверенностью выведены, так что почвоведы редко находят их. Вполне возможно, что таких организмов существует много, и даже возможно, что эти неизвестные формы намного превосходят число известные. Недостатком настоящего метода является то, что он всегда оставляет у нас сомнения относительно полноты списка, и поэтому нам, возможно, придется изобрести другой.

Возвращаясь к [таблице I](#)., очевидно, что нет смысла суммировать численность всех организмов вместе. Мы можем сложить веса живых организмов, их сухого вещества или азота, чтобы составить некоторое представление о соотношении живой и неживой органической материи, и это поможет нам визуализировать различные группы и расположить их в соответствии с их соответствующими массами. Но гораздо лучшей основой для сравнения деятельности различных групп были бы соответствующие количества энергии, которые они преобразуют, если бы их можно было определить. Предлагается провести такие измерения в Ротамстеде. Полученные результаты при сложении дали бы сумму изменений энергии, произведенных популяцией почвы в том виде, в каком мы ее знаем: эту цифру можно сравнить с общим изменением энергии в самой почве, определенным с помощью калориметра. Если эти две цифры имеют одинаковый порядок величины, мы будем знать, что наш список довольно полон; если они сильно различаются, необходимо произвести поиск недостающих трансформаторов энергии. Конечно, необходимо преодолеть серьезные экспериментальные трудности, но мы считаем, что энергетические соотношения обеспечат наилучшую основу для дальнейшей работы с популяцией почвы.

Наконец, необходимо обратиться к физическим условиям, возникающим в почве. Они делают ее гораздо лучшей средой обитания для организмов, чем можно было бы ожидать. На первый взгляд кажется, что почва представляет собой чисто минеральную массу. Эта точка зрения совершенно неверна. Почва содержит значительное количество растительных остатков, богатых энергией, а также воздухом и водой. Обычный метод определения состава почвы - по весу, но это вводит биолога в заблуждение, поскольку плотность минерального вещества примерно в два с половиной раза выше плотности воды и в три раза выше плотности органического вещества. Для биологических целей состав по объему гораздо полезнее, и при таком изложении цифры сильно отличаются от тех, которые обычно приводятся. В таблице II. приведены результаты для двух широколистных пахотных участков, одного без обработки, а другого затопленного; сюда входит также пастбищная почва.

Первое требование почвенного населения - это запас энергии, без которой оно вообще не может жить. Все наши данные показывают, что численность населения ограничена количеством доступной энергии. Процентное содержание органического вещества по весу составляет примерно два к четырем или пяти, а по объему - от четырех до двенадцати. Однако не все это имеет одинаковую ценность как источник энергии. Примерно половина довольно легко растворима в щелочах и может представлять особую ценность, а может и не представлять, но примерно четверть, вероятно, слишком стабильна, чтобы быть полезной почвенным организмам.

Второе требование - это вода, которой в этой стране почва обычно достаточно обеспечена. Даже в продолжительную сухую погоду почва остается влажной на глубине 3 дюймов от поверхности. Нередко встречается 10 или 20 процентов. по объему присутствующей воды, которая тонкой пленкой распределяется по всем частицам и полностью насыщает атмосферу почвы.

ТАБЛИЦА II.

Объем воздуха, воды и органических веществ в 100 объемах почвы Ротамстеда.

	Твердое вещество.		Поровое пространство.	В поровом пространстве. Обычно получаемые значения.	
	Минерал.	Органический.		Вода.	Воздух.
(1)	62	4	34	23	11
(2)	51	11	38	30	8
(3)	41	12	47	40	7

(1) Пахотный, без внесения навоза в почву. (2) Пахотный, с внесением навоза в почву. (3) Пастбище.

Подача воздуха обычно достаточна из-за скорости, с которой происходит диффузия. За исключением случаев, когда почва заболочена, атмосфера здесь мало чем отличается от той, которой мы дышим. В нем больше CO_2 , но лишь немного меньше кислорода. [8] Средняя

температура выше, чем можно было бы ожидать, она заметно выше температуры воздуха, в то время как колебания температуры меньше.[5]

Реакция нормальных почв от нейтральной до слабощелочной; значения pH , близкие к 8, не являются редкостью. Результаты по некоторым английским почвам приведены на [стр. 18](#).

Реакцию почвы изменить нелегко. Прежде чем произойдет какое-либо заметное повышение интенсивности значения pH , должно накопиться значительное количество кислоты; другими словами, почва хорошо увлажнена. То же самое можно сказать о температуре, воде и энергоснабжении. Подобно реакции, они изменяются, но медленно, так что у организмов есть значительное время, чтобы приспособиться к изменениям.

Концентрация ионов водорода и плодородие почвы.

pH		
Щелочной	10	Стерильный: щелочная почва.
	9	
	8	
, , Нейтральный	7	Плодородный : Пахотный.
	6	
	5	
	4	картофельная парша не удается. Затруднена нитрификаци я. Ячмень проваливаетс я.
	3	
	3	
Кислота		Стерильная: Торфяная.

ИЗБРАННАЯ БИБЛИОГРАФИЯ.

[1] Berthelot, Marcellin, "Fixation directe de l'azote atmosphérique libre par certains terrains argileux," Compt. Rend., 1885, ci., 775-84.

- [2] Boussingault, J. B., and Léwy, “Sur la composition de l’air confiné dans la terre végétale,” *Ann. Chim. Physique*, 1853, xxxvii., 5-50.
- [3] Катлер Д. В., Крамп Л. М. и Сандон Х., “Количественное исследование популяции бактерий и простейших в почве с описанием фауны простейших”, *Фил. Перевод. Roy. Soc.*, Серия В, 1922, cxxi., 317-50.
- [4] Hellriegel, H., and Wilfarth, H., “Untersuchungen über die Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen,” *Zeitsch. des Vereins f. d. Rübenzucker-Industrie*, 1888.
- [5] Кин Б. А. и Рассел Э. Дж., “Факторы, определяющие температуру почвы”, *Журн. Аграрные науки.*, 1921, xi., 211-37.
- [6] Лоус Дж. Б. и Гилберт Дж. Х., “О сельскохозяйственной химии, особенно в связи с минеральной теорией барона Либиха”, *Журн. Roy. Agric. Soc.*, 1851, xii., 1-40.
- [7] Либих, Юстус, “Химия в ее применении к сельскому хозяйству и физиологии”, 1-е и 2-е издания (1840 и 1841), 3-е и 4-е издания (1843 и 1847); “Естественные законы земледелия”, 1863.
- [8] Рассел, Э. Дж. и Эпплярд, А., “Состав почвенной атмосферы”, *Журн. Сельскохозяйственные науки*, 1915, vii., 1-48; 1917, viii., 385-417.
- [9] Рассел, Э. Дж. и Хатчинсон, Х. Б., “Влияние частичной стерилизации почвы на производство растительной пищи”, *Журн. Сельскохозяйственные науки.*, 1909, iii., 111-14; Часть II., *Журн. Аграрные науки.*, 1913, т., 152-221.
- [10] Schloesing, Th., and Müntz, A., “Sur la Nitrification par les ferments organisés,” *Compt. Rend.*, 1877, lxxiv., 301-3; 1877, lxxv., 1018-20; and 1878, lxxvi., 892-5. “*Leçons de chimie agricole*,” 1883.
- [11] Уорингтон Р., “О нитрификации”, часть I., *Журн. Хим. соч.*, 1878, xxxiii., 44-51; Часть II, *Журн. Хим. соч.*, 1879, xxxv., 429-56; Часть III., *Журн. Хим. соч.*, 1884, xlv., 637-72; Часть IV., *Журн. Химический журнал.*, 1891, lix., 484-529.
- [12] Уэй, Дж. Т., “О составе дренажных и дождевых вод”, *Журн. Рой. Сельскохозяйственный. Соч.*, 1856, xvii., 123-62.
- [13] Winogradsky, S., “Recherches sur les organismes de la nitrification,” *Ann. de l’Inst. Pasteur*, 1890, iv., 1^{er} Mémoire, 213-31; 2^{er} Mémoire, 257-75; 3^{er} Mémoire, 760-71.
- “Recherches sur l’assimilation de l’azote libre de l’atmosphère par les microbes.” *Арх. биологических наук. Санкт-Петербург*, 1895, iii, 297-352.
- Для получения дополнительной информации и более полной библиографии см. Э. Дж. Рассела, “Почвенные условия и рост растений”, Longmans, Green & Co.

ГЛАВА II. ПОЧВЕННЫЕ БАКТЕРИИ.

А. Возникновение и методы изучения.

Чтобы понять развитие наших знаний о почвенных бактериях, необходимо помнить, что бактериология имеет тот недостаток, что она начиналась как прикладная наука. Хотя бактерии были впервые замечены Левенгуком примерно в середине семнадцатого века, а некоторые из их форм описаны микроскопистами восемнадцатого и начала девятнадцатого веков, можно сказать, что бактериология зародилась только с работ Пастера по ферментации и Дювена, Пастера и их современников по болезнетворным бактериям. Поэтому с самого начала внимание было направлено главным образом на бактерии в их особой связи с болезнями или ферментацией и подобными процессами. В результате было проведено мало исследований чистой биологии бактерий, так что даже сейчас многие из самых фундаментальных и элементарных проблем, касающихся их, остаются совершенно нерешенными.

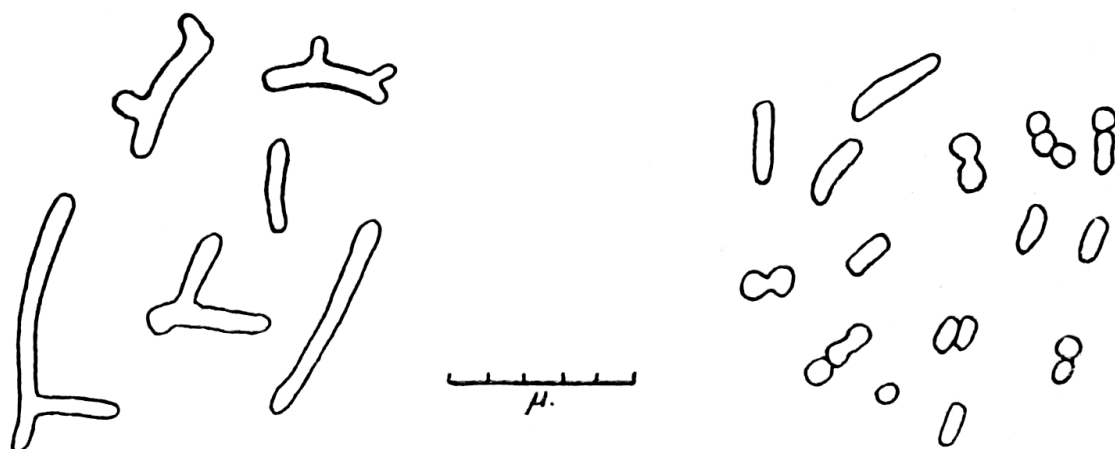
В их работе над ферментациями и болезнетворными бактериями более ранним исследователям помогал тот факт, что при обоих наборах условий бактерии-возбудители существуют, как правило, либо в практически чистой культуре, либо в подавляющем количестве. Изучение и выяснение такой смешанной микропопуляции, какая существует в почве, стало возможным только тогда, когда были разработаны методы выделения различных видов бактерий и, таким образом, изучения их отдельно друг от друга. Именно разработка Кохом метода выделения чистых культур на желатиновых пластинках[36] в 1881 году сделала изучение почвенных бактерий практически осуществимым. Метод нанесения покрытия положил начало двум направлениям исследований. Во-первых, это обеспечило простое средство выделения организмов из смешанной популяции почвы и, таким образом, позволило провести качественное исследование каждого организма в чистой культуре, и, во-вторых, на основе этого была разработана методика подсчета для оценки различий в численности бактерий между образцами почвы, на основе которой возникла большая часть наших знаний о количественной стороне.

Самые ранние исследования почвенных бактерий состояли из таких оценок численности и показали, что в почве содержится очень многочисленная популяция бактерий. Около 20 000 000 бактерий на грамм почвы в настоящее время считается справедливым средним показателем. Количество и разнообразие бактерий, существующих в почве, настолько огромно, что метод выделения всех различных форм и выявления их свойств и функций оказался непрактичным. Таким образом, на практике к этой проблеме подходили с биохимической точки зрения. Иными словами, сначала были исследованы особые химические изменения, которые бактерии производят в почве, а затем были выделены и изучены различные группы бактерий, которые вызывают исследуемые изменения.

Метод, обычно используемый для выделения организмов, вызывающих определенные химические изменения в почве, называется "выборочным" методом. Почва инокулируется в питательную среду, которая особенно благоприятствует выделению группы бактерий, исключая другие. Например, если требуется изолировать организмы, которые атакуют целлюлозу, готовят среду, не содержащую других органических соединений углерода, кроме целлюлозы. Такая селективная среда стимулирует рост исследуемой группы организмов, так что после нескольких

переносов на свежую среду получается культура, содержащая только два или три различных типа организмов. Их разделяют методом посева и получают чистые культуры.

Еще одна трудность, которая еще не полностью преодолена, заключается в том, чтобы адекватно описать организм, когда он изолирован. Морфология бактерий - это не то постоянное явление, которое наблюдается у более стабильных высших организмов. Во многих случаях внешний вид одного штамма совершенно различен на разных средах и может быть существенно изменен такими условиями, как изменение кислотности среды или температуры инкубации. Даже на одной среде происходят заметные изменения морфологии, во всяком случае, у некоторых бактерий. Это хорошо видно на примере организма, разлагающего на крезол, который исследуется в Ротамстеде. В культурах возрастом в несколько дней этот организм развивается в виде изогнутых и ветвящихся палочек; затем эти палочки распадаются на цепочки кокков и короткие палочки, которые отделяются, и в старых культурах все организмы могут иметь кокковидную форму (Рис. 1). Лонис утверждает[47b], что обладание сложным жизненным циклом меняющихся форм является универсальным признаком бактерий. Нестабильность формы многих бактерий делает необходимым очень тщательную стандартизацию условий культивирования, в которых они содержатся, при описании их внешнего вида.



Культивирование 15-часовой давности. Культивирование 3-дневной давности.

Рис. 1. Изменение внешнего вида бактерии, разлагающей крезол, в культуре.

Неадекватность простой морфологии как основы для описания бактерий привела к поиску диагностических признаков, основанных на биохимических изменениях, которые они производили в своих питательных средах, и появлении признаков их роста в массе на различных средах. К сожалению, на этих персонажей также оказал большое влияние точный состав среды и другие условия культивирования. Недавно Американским обществом бактериологов была предпринята попытка стандартизировать диагностические признаки, используемые при описании бактерий, а также среду обитания и культурные условия, в которых они выращиваются с целью описания. Необходимость таких мер предосторожности, однако, не была в достаточной степени осознана первыми исследователями, многие из описаний которых сейчас нельзя отнести к какому-либо определенному организму.

Большое количество организмов, обнаруженных в почве, а также сложность и трудоемкость их адекватного описания таковы, что даже сейчас у нас нет исчерпывающего описания обычных

почвенных бактерий, которые появляются на желатиновых пластинах. Было проведено тщательное исследование, основанное на современных методах характеристики определенных отобранных групп бактерий, и есть надежда, что кропотливая систематическая работа по описанию распространенных форм постепенно будет завершена.

Было предпринято несколько попыток классифицировать бактерии, которые обычно появляются на желатиновых пластинах. Эта работа была начата Хилтнером и Стормером в Германии и продолжена Честером, Хардингом и Коном в Америке. Конн[10]· [14] обнаружили, что распространенные организмы делятся на следующие основные группы:—

(1) Крупные спорообразующие бактерии, родственные *Bacillus subtilis*, которые составляют около 5-10% от общего числа. Он привел доказательства[12]· [13] того, что эти организмы существуют в почве в основном в виде спор, так что они могут не составлять важной части активной популяции почвы.

(2) Короткие неспоровые организмы, родственные *Pseudomonas fluorescens*, которые быстро разжижают желатин. Они составляют еще 10 процентов от общего числа.

(3) Короткие палочковидные формы, которые медленно разжижают желатин или не разжижают его совсем и очень медленно развивают колонии. Их доля составляет 40-75 % из-за численности и, следовательно, может иметь значительное значение в почве.

(4) Также встречается несколько микрококков.

Эти группы составляют большую часть бактериальной флоры почвы, но, в дополнение к этим организмам, которые развиваются на средах, обычно используемых для посева, существуют особые и важные группы, которые появляются только на специальных средах либо из-за их неспособности расти на обычных средах, либо из-за того, что они засоряются другими формами. Примерами таких групп являются бактерии, окисляющие аммиак и нитрит, азотфиксирующие группы, организмы, разлагающие целлюлозу, и сернистые бактерии.

Для того чтобы мы могли применить результаты изучения определенного организма к другим населенным пунктам, явно необходимо знание географического распределения почвенных бактерий. К сожалению, мы очень мало знаем о распространении почвенных организмов. Распространенные спорообразующие группы, по-видимому, распространены повсеместно. Так, Бартель при изучении бактериальной флоры почв Гренландии и острова Диско получил почвенные организмы, принадлежащие к группам *Bacillus subtilis*, *B. amylobacter*, *B. fluorescens*, *B. caudatus* и *B. Zopfii*, которые являются распространенными группами в европейских почвах, что указывает на то, что общий состав бактериальной флоры почвы в арктических регионах не сильно отличается от таковой в Западной Европе. Бредеманн, который провел обширное исследование группы *Bacillus amylobacter*, получил образцы почвы из широко разбросанных населенных пунктов и обнаружил эти организмы в почве Германии, Гольштейна, Норвегии, Италии, Марокко, Тенерифе, России, Японии, Китая, Ост-Индии, Самоа, Иллинойса, Аризоны, Германской Восточной Африки и Камеруна. С другой стороны, некоторые почвенные организмы, по-видимому, отсутствуют в определенных районах. Это может быть связано с неблагоприятными для них условиями, такими как климатическая среда. Недавно в Ротамстеде было проведено исследование распространения по Великобритании группы бактерий, способных разлагать фенол и крезол. Один из этих организмов, по-видимому, относящийся к кислотостойким *B. phlaei*, имеет интересное распределение. Он был обнаружен у 50% из

исследованных образцов почв из более сухого региона, где годовое количество осадков составляет менее 30 дюймов, но только в 20 процентах. из образцов из более влажных частей Великобритании. Другой пример ограниченного распространения обнаружен в случае с *Bacillus radicola*, организмом, который производит бугорки на корнях бобовых растений.

Распространение разновидностей этого организма соответствует распространению растений-хозяев, с которыми они связаны, так что при интродукции в страну новой зернобобовой культуры клубеньки на корнях могут не появиться, если почва не будет специально инокулирована нужным сортом организма. В тех случаях, когда группа почвенных организмов широко распространена по земному шару, она все же может отсутствовать во многих почвах из-за неподходящих для нее почвенных условий. Таким образом, бактерии, разлагающие фенол, хотя и распространены в окрестностях Ротамстеда, все же отсутствуют на участках, которые долгое время не обрабатывались. Появление нитрифицирующих организмов и азотфиксирующих *Azotobacter* также в значительной степени зависит от почвенных условий.

Благодаря методу, с помощью которого были приобретены наши знания о почвенных бактериях, путем изучения сначала химических изменений в почве, а затем бактерий, которые их производят, для нас естественно разделить их на физиологические группы в соответствии с химическими изменениями, которые они вызывают. Такая группировка является более разумной, поскольку об истинных взаимоотношениях различных групп бактерий известно так мало, что классификация, основанная на морфологии, практически невозможна. Рассматривая деятельность бактерий в почве, удобно сгруппировать изменения, которые они вызывают, по двум разделам, на которые они естественным образом распределяются в экономике организмов.

Во-первых, это изменения, которые приводят к высвобождению энергии, которую бактерии используют для своих жизненных процессов.

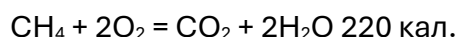
Во-вторых, существуют процессы, посредством которых бактерии наращивают материал своих тел. Эти процессы наращивания включают в себя потребление энергии для их выполнения.

Будет удобно сначала разобраться с выделением энергии бактериями для собственного использования и его последствиями.

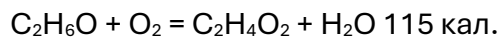
Б. Деятельность, связанная с приобретением Энергии.

В отличие от зеленых растений, большинство бактерий не могут получать энергию, необходимую для их метаболизма, из солнечного света. Следовательно, они должны использовать такие химические изменения, которые повлекут за собой высвобождение энергии.

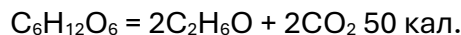
В качестве примера получения энергии таким способом можно привести окисление метана *B. methanicus*. Этот организм, описанный Сенгеном, получает энергию путем преобразования метана в CO_2 и H_2O .



Другим примером является уксусный организм, который получает свою энергию за счет окисления спирта до уксусной кислоты.



Процессы разложения, вызываемые микроорганизмами при получении энергии, обычно являются окислениями, но это не обязательно так, как можно видеть в случае ферментации сахара в спирт.[E]



[E] Эти примеры взяты из Орла-Йенсен (Centralblatt f. Бакт., II., Bd. 22, стр. 305).

Безусловно, большая часть процесса разложения органического вещества осуществляется бактериями в процессе получения энергии. В почве почти весь материал, используемый бактериями в качестве источника энергии, в конечном счете получается из зеленых растений. Энергетические материалы, оставляемые растением в почве, делятся на две группы: неазотистые соединения, которые в основном представляют собой углеводы и их производные, и азотистые соединения, в основном полученные из белков.

(1) Разложение неазотистых соединений.

Самые простые углеводы и крахмалы подвергаются атаке и разлагаются большим разнообразием бактерий. Добавление таких веществ в почву вызывает быстрое увеличение численности бактерий. В природе сахара, по всей вероятности, являются одними из первых компонентов растения, разрушаемых в процессе гниения.

Значительная часть тканей растений состоит из целлюлозы и ее производных. Следовательно, эти соединения имеют большое значение для почвы. К сожалению, наши знания о процессах, посредством которых целлюлоза расщепляется в почве, весьма недостаточны. Ранние экспериментальные исследования разложения целлюлозы, такие как исследования Таппейнера[60] и Хоппе-Сейлера,[33], в основном проводились в условиях недостаточной аэрации, и было обнаружено, что продукты разложения включают метан и CO_2 , а иногда жирные кислоты и водород. Бактериологию этого анаэробного разложения изучал Омелянский,[54] который описал два спороносных организма, один из которых атаковал целлюлозу с образованием водорода, а другой - с образованием метана. Оба вида также продуцируют жирные кислоты и CO_2 . Вероятно, что эти организмы функционируют в почве в условиях недостаточной аэрации. В болотных почвах, на которых выращивают рис, было показано, что метан, водород и CO_2 выделяются в нижних слоях. Однако в этих почвах метан и водород окисляются, когда достигают поверхностных слоев. Это окисление также осуществляется микроорганизмами. Бактерии, способные получать энергию путем окисления газообразного водорода, были выделены и изучены Казерером,[37] и Набокичем и Лебедевым,[52] в то время как Сенген[57] выделил организм, который он назвал *Bacillus methanicus*, который был способен окислять метан.

Однако в нормальных условиях на возделываемых почвах разложение целлюлозы происходит при достаточном притоке воздуха и, таким образом, протекает по иному пути, чем тот, который изучал Омелянский. Наши знания об этом аэробном разложении очень скудны. Известен ряд бактерий, способных разлагать целлюлозу аэробным путем. Замечательный организм был

исследован Хатчинсоном и Клейтоном,[30] которые назвали его *Spirochæta cytophaga*. Этот организм, который они выделили из почвы Ротамстеда, хотя и отнесен к *Spirochætoidea*, имеет сомнительное родство. В активном состоянии он существует по большей части в виде тонких гибких стержней, сужающихся на концах. Эта форма переходит в стадию сферической цистоподобности, которую сначала считали отдельным организмом (рис. 2). *Spirochæta cytophaga* очень аэробна, активно работает только на поверхности культуральной среды. Он очень избирателен в своем действии. По-видимому, он не способен получать энергию из каких-либо углеводов, кроме клетчатки. Действительно, многие из простых углеводов, особенно редуцирующие сахара, токсичны для организма в чистом виде. Обширное исследование аэробного разложения целлюлозы бактериями было проведено Макбетом и Скейлсом,[50] которые выделили пятнадцать бактерий, обладающих этой способностью. Пять из них были спорообразующими организмами. В отличие от *Spirochæta cytophaga*, все они способны развиваться на обычных средах, таких как говяжий агар или желатин, и, таким образом, не столь избирательны в своих потребностях в пище.

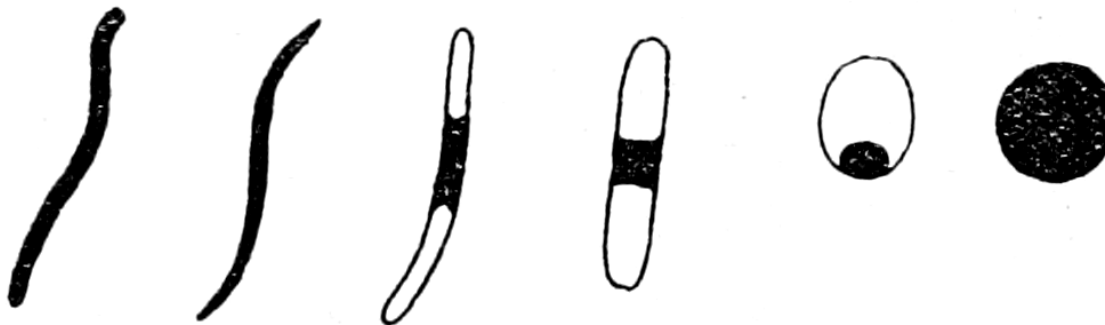


Рис. 2.—*Spirochæta cytophaga*. Изменения, происходящие в культуре. (В честь Хатчинсона и Клейтона.)

В настоящее время мы не знаем, какие организмы наиболее эффективно разлагают целлюлозу в почве в полевых условиях или какие условия лучше всего подходят для их жизнедеятельности. Возможно, что грибы также в значительной степени способствуют разложению целлюлозы. Этот предмет разложения целлюлозы предлагает одну из наиболее перспективных областей исследований в почвенной бактериологии. Сложность этого вопроса еще больше возрастает из-за нашего нынешнего незнания химического аспекта разложения целлюлозы.

Предполагалось, что ранними продуктами разложения являются более простые сахара, но они не обнаруживаются в условиях, в которых целлюлоза разлагается чистыми культурами упомянутых выше бактерий. Хатчинсон и Клейтон обнаружили, что их организм вырабатывает летучие кислоты, слизь и каротиноподобный пигмент. Организмы, выделенные Макбетом и Скейлсом, также продуцируют кислоты, а в некоторых случаях и желтые пигменты. Однако известно, что продукты разложения целлюлозы могут быть использованы в качестве источника энергии для других организмов, таких как азотфиксирующие бактерии.

Когда растительные остатки разлагаются в почве, в конечном итоге образуются коричневые коллоидные тела, известные под общим названием гумус. Процессы, с помощью которых образуется этот гумус, еще не изучены должным образом. Гумус имеет большое значение в почве, делая ее пригодной для выращивания сельскохозяйственных культур. Он в значительной степени влияет на физические свойства почвы. Во-первых, это улучшает текстуру почвы, делая тяжелые глинистые почвы более рыхлыми, а рыхлые песчаные - более связными. Во-вторых, он

обладает большой влагоудерживающей способностью, так что почвы, богатые органическим веществом, сравнительно мало страдают в периоды засухи. И, наконец, он оказывает сильное буферное действие против почвенных кислот. Так вот, одна из проблем современного сельского хозяйства заключается в том, что почва истощается по содержанию гумуса. Это связано с растущим дефицитом навоза на фермах во многих районах и, как следствие, с использованием минеральных удобрений для снабжения сельскохозяйственных культур азотом, калием и фосфатами. Поэтому возникла потребность в заменителе навоза со двора фермы, с помощью которого можно поддерживать содержание гумуса в почвах в районах, где природного навоза мало.

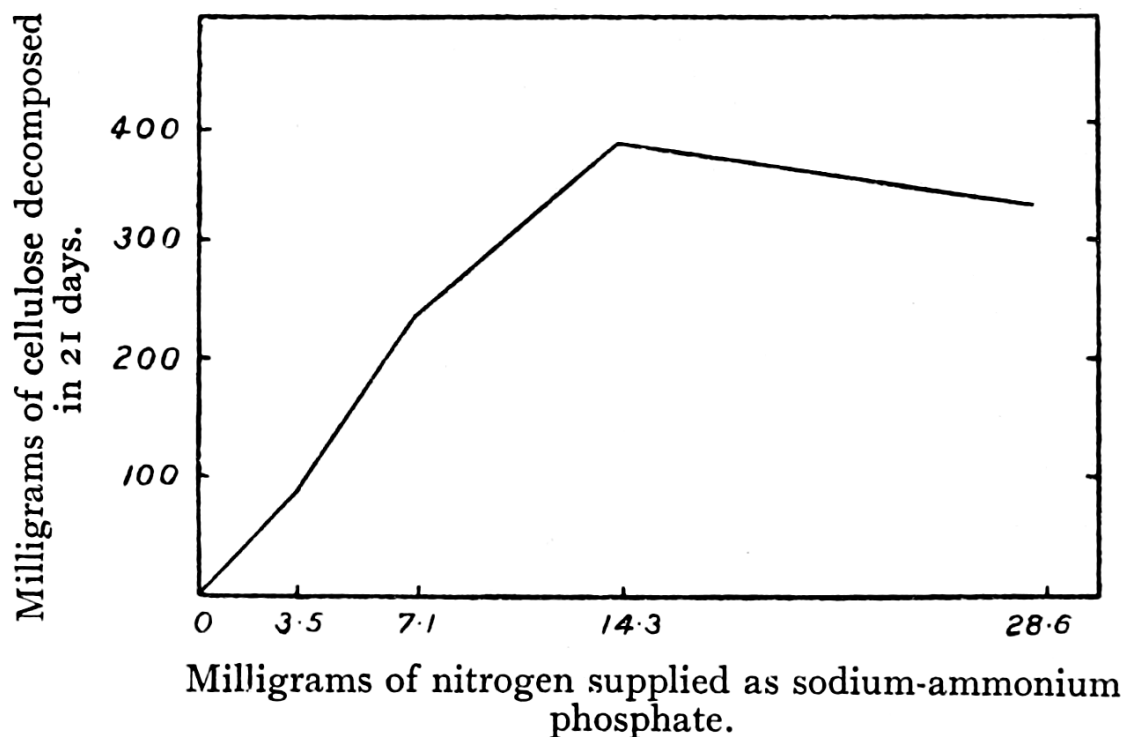


Рис. 3. Целлюлоза, разложенная *S. cytophaga* в средах с повышенным содержанием азота. (В честь Хатчинсона и Клейтона.)

Ось X: Миллиграммы азота, поступающего в виде натрий-аммонийфосфата.

Ось Y: Миллиграммы целлюлозы разлагаются за 21 день.

Хорошо известно, что внесение в почву свежего непереработанного навоза или соломы часто оказывает вредное воздействие на будущий урожай. Таким образом, проблема заключалась в разработке метода, с помощью которого свежую солому перед внесением в почву можно было бы подвергнуть перегниванию до образования смеси гумусовых соединений, которые содержатся в хорошо перепревшем навозе со двора фермы. Решение этой проблемы пришло в результате исследования Хатчинсоном и Ричардсом, [30b] в Ротамстеде, пищевых потребностей бактерий, разлагающих целлюлозу. Они осознали это с тех пор, как более 10%, поскольку сухая масса бактерий состоит из азота, было бы необходимо обеспечить бактерии, разлагающие целлюлозу, запасом азота, чтобы они достигли своей наибольшей активности. Эксперименты с

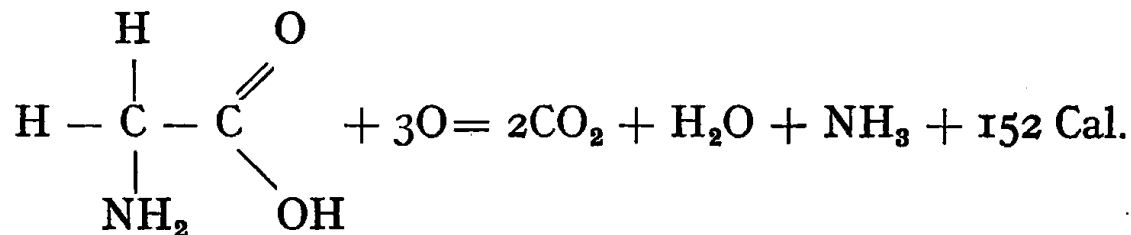
культурами *Spirochæta cytophaga* показали, что количество разложившейся целлюлозы зависело от адекватного поступления азота в организм (рис. 3). Аналогичным образом, такие материалы, как солома, практически не разлагаются при смачивании чистой водой. Для обеспечения процесса разложения необходим достаточный запас соединений азота. Хатчинсон и Ричардс проверили действие сульфата аммония и экспериментально определили соотношение аммиака к соломе, которое приводит к наиболее быстрому разложению. Они обнаружили, что если кучу соломы обработать правильной пропорцией аммиака, она разлагается до коричневого вещества, имеющего вид хорошо перепревшего навоза. Это привело к разработке коммерческого процесса получения синтетического фермерского навоза из соломы. Способ производства следующий: изготавливается стог соломы и тщательно смачивается водой. Затем сверху насыпают необходимое количество сульфата аммония и смачивают, чтобы раствор просочился через соломинку. Целлюлозные бактерии атакуют солому, расщепляя ее и усваивая аммиак. Этот аммиак не тратится впустую, поскольку он превращается в протоплазму бактерий, которая в конечном итоге разлагается в почве. Полевые испытания этого синтетического навоза показывают, что он производит эффект, очень похожий на эффект натурального навоза со двора фермы.

Хотя целлюлоза и связанные с ней углеводы на сегодняшний день являются наиболее важными азотистыми соединениями, оставляемыми растениями в почве, существуют и другие соединения, разрушение которых бактериями представляет особый интерес. Таков, например, случай фенола. Это соединение вырабатывается бактериями как продукт разложения определенных аминокислот. В значительных количествах оно содержится в моче коров. Вероятно, что он образует обычный продукт разложения в почве, а также в навозе со двора фермы. Если бы этот фенол сохранялся в почве, он в конечном итоге достиг бы концентрации, вредной для роста растений. Однако он не накапливается в почве; действительно, если добавить чистый фенол или крезол в обычную пахотную почву, происходит быстрое исчезновение. Это исчезновение имеет определенное практическое значение, поскольку ограничивает коммерческое использование этих соединений в качестве средств для стерилизации почвы. Причина исчезновения была в некоторой степени выяснена в Ротамстеде, [58] где было обнаружено, что частично это была чисто химическая реакция с определенными компонентами почвы, а частично из-за активности бактерий, способных ее разлагать. В настоящее время выделено большое количество почвенных бактерий, которые способны разлагать фенол, мета-, пара- и орто-крезол и способны использовать эти вещества в качестве единственных источников энергии для своих жизненных процессов. Эти организмы имеют широкое распространение, поскольку были обнаружены в образцах почвы, взятых со всей Великобритании, из Норвегии, Тироля, острова Гоф, Тристан-да-Кунья и Южной Джорджии. Также были выделены почвенные бактерии, которые способны разлагаться и получать свою энергию из нафталина и толуола. Способность бактерий расщеплять нафталин очень примечательна, тем более что они вряд ли могли встретить это соединение в естественном состоянии. Организмы, содержащие нафталин, распространены по всему миру так же широко, как и фенольная группа.

(2) Производство аммиака.

Второй основной группой продуктов, оставляемых в почве высшими растениями, являются азотсодержащие соединения, такие как белки и аминокислоты. Растительные остатки - не единственный источник органических соединений азота, доступный почвенным бактериям.

Кроме того, существуют мертвые тела других почвенных организмов, таких как простейшие и водоросли. Относительная важность этих источников азота неизвестна, но почти наверняка сильно варьируется в зависимости от состояния активности различных групп почвенного населения. Бактерии способны использовать органические соединения азота в качестве источников энергии, примером чего может служить окисление простой аминокислоты:-



Будет видно, что при получении энергии из такого соединения в качестве побочного продукта выделяется аммиак. Точно неизвестно, каков точный ход реакций, вызываемых бактериями в почве при расщеплении органических соединений азота, но они приводят к отщеплению большей части азота в виде аммиака. В этом заключается огромная важность процесса, поскольку производство аммиака является важным этапом образования нитратов в почве, и от поступления нитратов в значительной степени зависит рост большинства сельскохозяйственных культур.

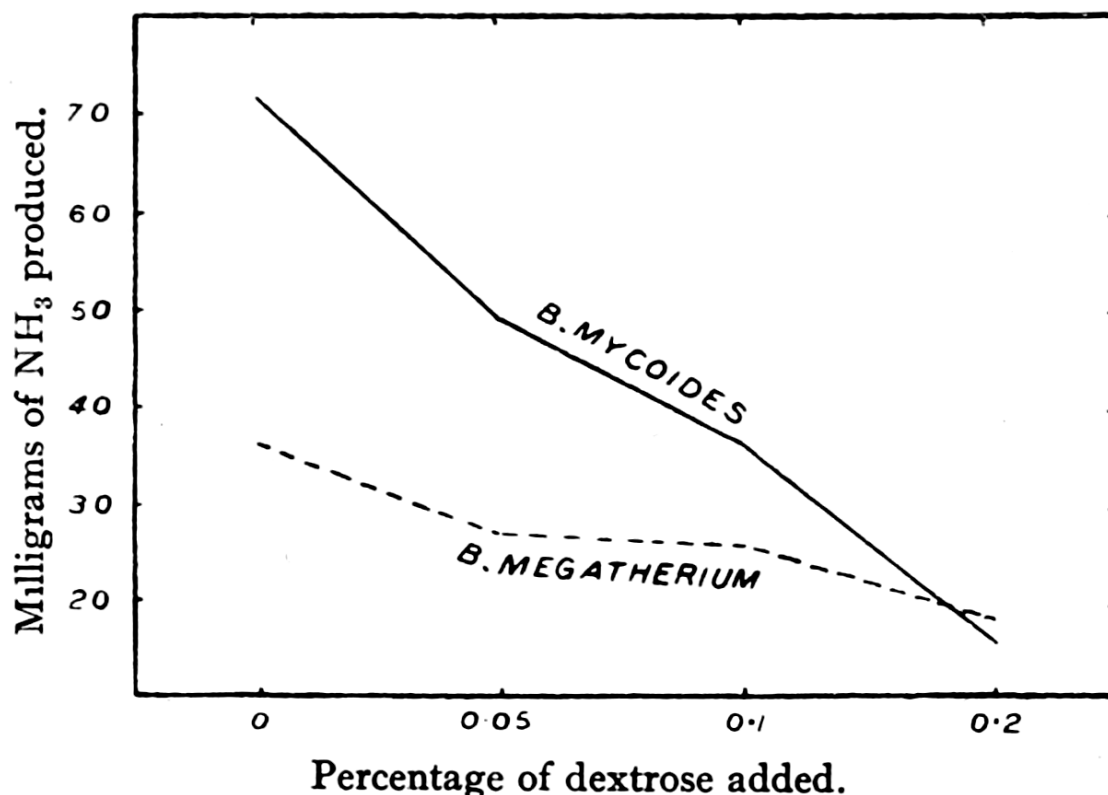


Рис. 4. Количество аммиака, полученного чистыми культурами из 5 граммов казеина в присутствии различных количеств декстрозы. (В честь Дориланда.)

По оси X: Процент добавленной декстрозы.

По оси Y: получены миллиграммы NH₃.

Очень важно отметить, что производство этого аммиака является лишь побочным продуктом в жизнедеятельности бактерий, а польза, которую они извлекают из реакций, обусловлена высвобождением энергии, участвующей в разложении. Было обнаружено, что обычные бактерии, продуцирующие аммиак в почве, в равной степени способны извлекать свою энергию путем окисления сахаров и аналогичных неазотистых соединений. [Рис. На рис. 4](#) показан эксперимент Дориланда,[\[17\]](#), в котором культуры обычных почвенных бактерий выращивали в растворе пептона, к которому добавляли все большее количество сахара. Можно видеть, что при увеличении количества сахара выработка аммиака снижается, поскольку бактерии получают энергию из сахара, а не из азотистого соединения - пептона.

Следовательно, если почва содержит некоторое количество легкоразлагаемых углеводов, бактерии будут получать свою энергию из этого источника, и выработка аммиака и нитратов будет снижена. Таким образом, добавление сахара или непроветренной соломы в почву часто снижает выработку нитратов и, следовательно, снижает урожайность сельскохозяйственных культур. Если почва достаточно богата углеводами, бактерии могут размножаться до тех пор, пока не будет израсходован запас органического азота, и тогда они фактически ассимилируют часть уже имеющихся аммиака и нитратов. Таким образом, в почве сохраняется баланс условий благодаря различным пропорциям азотистого и неазотистого энергетического материала. Когда соединения азота являются основным источником энергии, бактерии используют их, и выделяется аммиак. Когда преобладает неазотистый источник энергии, он используется и выделяется мало аммиака или вообще не выделяется, а в крайних случаях аммиак может быть усвоен.

Хотя большое количество распространенных в почве организмов продуцируют аммиак в питательных средах, содержащих пептон, их относительное значение в почве еще предстоит определить. Предполагалось, что главное значение имеют спорообразующие организмы, родственные *Bacillus mycoides*. Это предположение восходит к работе Маршала,[\[49\]](#) который изучал выработку аммиака организмами этой группы в культуральном растворе и обнаружил, что он является очень активным аммонификатором. Однако, как уже упоминалось, существуют некоторые сомнения относительно того, являются ли крупные спорообразующие организмы очень активными в почвенных условиях.[\[12\]](#) [\[13\]](#) Наличие быстрых колебаний содержания нитратов, обнаруженных в почве, может в будущем указать, какие из распространенных бактерий являются наиболее активными в самой почве, позволяя нам наблюдать, количество каких типов увеличивается в периоды быстрого образования аммиака и нитратов.

[\(3\) Производство нитратов.](#)

Аммиак, образующийся в почве в нормальных полевых условиях, быстро окисляется последовательно до нитритов - процесс, известный как нитрификация. Процесс нитрификации протекает быстрее, чем при производстве аммиака, в результате чего могут накапливаться лишь следы аммиака. Следовательно, скорость образования нитратов в почве определяется более медленным процессом производства аммиака.

Работа Шлезинга и Уорингтона показала, что окисление аммиака является работой живых организмов. Однако именно выделению Виноградским и изучению организмов-возбудителей мы обязаны нашими нынешними знаниями о биологии этого процесса. С помощью новой и остроумной методики он выделил из почвы две замечательные группы бактерий, вызывающих

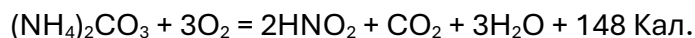
нитрификацию. Первая группа окисляет карбонат аммония до нитрита и была разделена Виноградским на два рода: *Nitrosomonas*, очень короткий палочковидный организм с единственным жгутиком, и *Nitrosococcus*, неподвижная форма, обитающая в Южной Америке. Вторая группа окисляет нитриты до нитратов. Это крошечные палочки грушевидной формы, которым он дал название *Nitrobacter*.

Виноградский обнаружил, что первая, или продуцирующая нитрит группа, будет жить в культуральном растворе, содержащем:-

2.25 граммов сульфата аммония,
2.0 „ хлорида натрия,
1.0 „ карбоната магния,
на литр колодезной воды.

Nitrobacter могла бы расти в аналогичной среде, содержащей нитрит натрия вместо сульфата аммония. Поскольку в этих средах не было органического углерода, у организмов не было источника углерода для питания, кроме CO₂ из воздуха или, возможно, бикарбоната в растворе. Из этого следовало, что организмы должны получать свой запас углерода из одного из этих источников. В отличие от зеленых растений, азотистые организмы способны осуществлять ассимиляцию этого углерода в темноте и, следовательно, должны получать энергию, необходимую для этого процесса, в результате какой-либо химической реакции.

Единственными источниками энергии в растворах Виноградского были соединения азота, и из этого следовало, что организмы должны получать свою энергию за счет окисления аммиака и нитритов соответственно. Выделение энергии, получаемой в результате этих двух реакций, было рассчитано Орла-Дженсеном следующим образом:—



Точный процесс, с помощью которого карбонат аммония превращается в нитрит, в настоящее время неизвестен. Эти две группы организмов чрезвычайно избирательны в выборе источника энергии. Азотистые организмы могут получать свою энергию только путем окисления аммиака до нитрита, а азотистые организмы - только путем окисления нитрита до нитрата. В культуральных средах они действительно ингибируются растворимыми органическими соединениями, такими как сахара. Однако в естественных условиях они, по-видимому, менее чувствительны, поскольку карбонат аммония легко нитрифицируется в субстратах, богатых органическими веществами. Примером этого является быстрая нитрификация, происходящая во время очистки сточных вод. Условия в культуре в отношении аэрации и удаления продуктов метаболизма из окружающей среды организмов сильно отличаются от условий в почве и, возможно, объясняют обнаруженные несоответствия.

Окисление карбоната аммония нитрозомонадами приводит к образованию азотистой кислоты. Организмы очень чувствительны к кислотности и могут функционировать только в том случае, если образующаяся азотистая кислота нейтрализована доступным основанием. В нормальных почвах карбонат кальция обеспечивает это основание, а в кислых почвах образование нитритов, как правило, увеличивается за счет добавления извести или карбоната кальция или магния. Есть свидетельства того, что в отсутствие карбоната кальция в качестве основы могут

быть использованы другие соединения. Хопкинсом и Уайтингом было обнаружено[32], что в культуральном растворе нитрифицирующие организмы могут использовать нерастворимый фосфат горных пород в качестве основы, производя из него растворимый кислотный фосфат. Однако есть свидетельства того, что в обычной почве, содержащей карбонат кальция, таким образом происходит очень незначительное растворение фосфата. Дальнейшее окисление нитрита до нитрата с помощью *Nitrobacter* не приводит к образованию кислоты и не требует дальнейшего нейтрализующего основания.

Нитрат, полученный таким способом, является основным источником снабжения растений азотом в нормальных условиях. Эксперименты показали, что ряд растений способны использовать аммиак в качестве источника азота, и Хессельманн[34] обнаружил лесные почвы в Швеции, где не происходило нитрификации, и где, следовательно, растения предположительно получали свой азот таким образом, но такие случаи следует рассматривать как исключительные.

В почве существует еще одна группа бактерий, способных получать свою энергию из неорганических источников. К ним относятся сернистые бактерии, которые способны получать энергию путем окисления серы, сульфидов или тиосульфатов до серной кислоты:—



Один организм, изученный Ваксманом и Иоффе[63], способен жить в неорганическом растворе, получая углерод из углекислого газа. Серные бактерии недавно приобрели известность в Америке благодаря своей способности вырабатывать кислоту. Таким образом, тиоспирилла повысит кислотность своей среды до реакции $R_n \cdot 0$, прежде чем рост прекратится. От парши картофеля в Америке в настоящее время лечат путем внесения в компост серы. Эта обработка зависит от выработки серной кислоты бактериями, окисляющими серу, что делает почву слишком кислой для паразита. Есть также некоторые свидетельства того, что полученная таким образом кислота может быть использована для повышения доступности нерастворимого фосфатного удобрения в почве.

Аналогичными организмам, содержащим серу, являются определенные бактерии, выделенные Грином из резервуаров для копания овец в Южной Африке,[28b], которые могут получать энергию путем окисления арсенита натрия до арсената.

(4) Анаэробное дыхание.

Как видно из упомянутых примеров, энергия обычно получается бактериями в процессе окисления, в котором используется свободный кислород. Однако в переувлажненной почве или в почве, перегруженной органическими веществами, могут развиваться анаэробные бактерии, которые получают кислород из окисленных соединений. Таким образом, существуют почвенные организмы, описанные Бейеринком[2] и другими, которые могут получать кислород путем восстановления сульфатов до сульфидов.

Более важным источником кислорода в этих условиях является нитрат, который может снабжать кислородом большее количество бактерий. Стадия, до которой может быть доведено восстановление, зависит от организма. Очень большое количество бактерий способны восстанавливать нитраты до нитритов. Многие способны восстанавливать нитраты до аммиака, а некоторые могут производить выделение газообразного азота из нитрата. Таким образом,

последствия снижения содержания нитратов проявляются в условиях переувлажнения почв. Например, на болотистых почвах, на которых выращивается рис, Нагаока, [53] в Японии, обнаружил, что обработка нитратом соды снижает урожайность, вероятно, из-за образования ядовитых нитритов при восстановлении.

Однако при нормальных условиях хорошо аэрируемой почвы маловероятно, что снижение содержания нитратов имеет большое значение. В таких почвах деятельность, посредством которой бактерии приобретают свою энергию, как мы видели, имеет жизненно важное значение для растения, приводя к распаду тканей растения с конечным образованием гумуса и образованием нитратов.

В своей деятельности, связанной с образованием протоплазмы, бактерии могут, с другой стороны, конкурировать с растением. Эти действия и их последствия будут рассмотрены в следующей главе.

ГЛАВА III. ПОЧВЕННЫЕ БАКТЕРИИ.

С. Деятельность, связанная с накоплением бактериальной протоплазмы.

(1) Состав бактерий.

Деятельность почвенных бактерий, которую нам еще предстоит рассмотреть, связана с формированием протоплазмы бактериальной клетки из более простых материалов. Важно иметь в виду, что этот процесс требует затрат энергии со стороны организма. Источники энергии мы уже рассмотрели.

Тела бактерий содержат те же элементы, что и другие живые организмы. Ряд специалистов провели анализ различных бактерий. Около 85% их вес составляет вода. Этот анализ бациллы Пфайффера, проведенный Крамером [15], показывает типичное процентное содержание углерода, азота, водорода и золы в сухом веществе:—

Состав бациллы Пфайффера (Cramer).

С	50	%.
N	12.3	„
H	6.6	„
Зола	9.1	„

Около 65-70%. сухое вещество бактерий состоит из белка.

(2) Источники углерода.

Таким образом, основной составляющей сухого вещества бактерий является углерод. В почве бактерии находят большое количество органического вещества, из которого они могут получать свой запас углерода. Особый случай, однако, представляют нитрифицирующие организмы,

некоторые бактерии, окисляющие серу, и другие, которые получают свой углерод из CO_2 почвенной атмосферы. Источники, из которых эти особые группы получают необходимую для этого энергию, мы уже рассмотрели.

(3) Ассимиляция соединений азота.

Первостепенное значение в его последствиях имеют средства, используемые бактериями для получения необходимого им азота.

Есть некоторые основания полагать, что почвенные бактерии не усваивают белки и пептоны как таковые, а должны сначала расщепить эти тела на более простые соединения. Когда в почве присутствует достаточное количество легкоразлагаемого органического азота, аммонифицирующие бактерии используют такие соединения в качестве источников энергии, и в этом случае запас азота превышает их потребности.

Но там, где в почве имеется избыток углеводов или других неазотистых источников энергии, дело обстоит иначе. Здесь организмы получают запас энергии, который позволяет им быстро размножаться до тех пор, пока органического азота не станет недостаточно для удовлетворения их потребностей. Следовательно, они обращаются к аммиаку и нитратам, присутствующим в почве, и создают свои белки из этого источника. Дориленд[17] показал, что многие обычные почвенные аммонификаторы усваивают аммиак и нитраты при поступлении с углеводами. Таким образом, при добавлении в почву сахара, крахмала, соломы или подобных материалов может произойти временная потеря нитратов из почвы.

(4) Фиксация свободного азота.

Бактерии, которые мы до сих пор рассматривали, усваивают азот непосредственно из соединений, содержащих этот элемент. Однако остается сравнительно небольшая, но очень важная группа бактерий, обладающих способностью соединять элементарный азот и превращать его в свои белки. Такая фиксация азота микроорганизмами является жизненно важным шагом в бережном отношении к природе. Потери азота из почвы постоянно происходят из-за вымывания нитратов дождями и выделения газообразного азота в процессе гниения. Следовательно, для поддержания запаса комбинированного азота, необходимого для живых организмов, должен существовать компенсирующий процесс, с помощью которого поддерживается запас соединений азота в почве.

В середине девятнадцатого века было обнаружено, что если почву поддерживать влажной и подвергать воздействию воздуха, то количество присутствующих соединений азота увеличивается. Бертло в 1893 году изучил азотные соотношения почвы и признал, что эта фиксация азота в почве была работой микроорганизмов.

Виноградский продолжил свою работу и выделил из почвы крупный анаэробный спорообразующий организм, способный фиксировать азот, которому он дал название *Clostridium pasteurianum*. В 1901 году исследования Бейеринка в Голландии привели к важному открытию группы крупных аэробных организмов, которые он назвал *Azotobacter*. Было обнаружено, что они очень активны в фиксации свободного азота. Совсем недавно был описан ряд других азотфиксирующих бактерий, и было обнаружено, что это свойство в небольшой степени существует у нескольких ранее хорошо известных организмов.

Становится важным определить, какие группы бактерий обладают азотфиксирующей способностью, имеющей первостепенное значение в почве.

Благодаря своей энергичной фиксации азота в питательных средах, *Azotobacter* привлек наибольшее внимание работников. Полученные данные, по-видимому, согласуются с мнением о том, что *Azotobacter* имеет важное значение в почве. Таким образом, распространение *Azotobacter*, по-видимому, происходит по всему миру. Он встречается по всей Западной Европе и Соединенным Штатам. Липман и Берджесс[45] обнаружили его в почвах, собранных в Италии и Испании, Смирне, Каире, Фаюме, Декане в Индии, на Таити, Гавайях, в Мексике, Гватемале и Канаде. К. М. Хатчинсон[29] обнаружил, что он распространен по всей Индии. Это было обнаружено Омелянским[55], что он широко распространен в Европейской и азиатской России, а Груневеге[28] на Яве. Эшби[1] в Ротамстеде выделил его из почв Трансвааля, Восточной Африки и Египта. Кроме того, иногда обнаруживалась связь между способностью почвы фиксировать азот и встречаемостью и энергией ее флоры *Azotobacter*. Так, Липман и Уэйник[46] обнаружили, что если почву из Канзаса перевезти в Калифорнию, то ее способность вызывать рост *Azotobacter* при инокуляции в подходящую среду терялась, и в то же время ее азотфиксирующая способность значительно снижалась. Более того, известно, что условия, благоприятные для фиксации азота *Azotobacter* в культурах, в целом благоприятствуют фиксации азота в почвах. Условия, благоприятствующие другим аэробным азотфиксирующим бактериям, однако, недостаточно отчетливы, чтобы сделать такие доказательства ценными.

Обычно обнаруживается, что фиксация азота наиболее активна в хорошо аэрируемой почве. Так, Эшби,[1] в Ротамстеде, обнаружил, что азотфиксирующая способность почвы быстро уменьшается с глубиной. Аналогичные результаты были получены Гривзом в штате Юта. На первый взгляд, это говорит о том, что анаэробные азотфиксаторы неважны в нормальных почвенных условиях. Однако вполне возможно, что они могут приобрести важное значение, действуя совместно с аэробными организмами. Таким образом, Омелянски и Салунсков[55] обнаружили, что между *Azotobacter* и *Clostridium pasteurianum* может возникать полезная ассоциация, или симбиоз, первый из которых поглощает кислород из окружающей среды и, таким образом, создает подходящую анаэробную среду для *клостридий*.

Вопрос о симбиозе азотфиксирующих бактерий друг с другом и с другими организмами предлагает привлекательное поле для исследований. Есть свидетельства того, что этот фактор может иметь значительное значение. Бейеринк и Ван Делден[3] ранее признали, что *Azotobacter* в смешанных культурах фиксирует больше азота, чем в чистых культурах. *Granulobacter*, организм, который, как они обнаружили, обычно ассоциируется с *Azotobacter* в сырых культурах, по-видимому, увеличивает свои азотфиксирующие способности (Кржеминиевский).[41] Ханзавой также было обнаружено[31], что большая фиксация азота была получена при совместном выращивании двух штаммов *Azotobacter*. Симбиоз между *Azotobacter* и зелеными водорослями был описан и будет в дальнейшем **обсужден** доктором Бристолем. Вероятно, что эта ассоциация может иметь важное значение при подходящих условиях на поверхности почвы, где водоросли подвергаются воздействию света.

Соединение элементарного азота представляет собой эндотермический процесс, для осуществления которого требуется очень значительное количество энергии. Этот факт хорошо иллюстрируется различными промышленными процессами, используемыми для фиксации атмосферного азота. Азотфиксирующие бактерии получают эту энергию из соединений

углерода в почве. Леннис и Пиллаи сравнили ряд соединений в качестве источников энергии, [47] которые проверили их влияние на количество азота, фиксируемого *Azotobacter* в культуре. Было обнаружено, что маннит и более простые сахара дают наилучшие результаты в качестве источников энергии, но можно использовать и другие органические соединения. Мокеридж [51] привел доказательства того, что этиленгликоль, метиловый, этиловый и пропиловый спирты, молочная, яблочная, янтарная и гликолевая кислоты также могут быть использованы. Поскольку столь значительная часть органического вещества, вносимого в почву, находится в форме целлюлозы, очень важно выяснить, в какой степени эти соединения и продукты их разложения могут быть использованы для фиксации азота. Стерня, стебли и корни кукурузы, листья дуба, ботва люпина и люцерны, листья клена и сосновые иголки - все это может служить полезными источниками энергии для азотфиксирующих организмов в почве. Чистая целлюлоза, по-видимому, не может быть использована в качестве источника энергии, но при воздействии организмов, разлагающих целлюлозу, она становится доступной в качестве источника энергии. Хатчинсон и Клейтон из Ротамстеда обнаружили, что фиксация азота может быть вызвана смешанными культурами *Azotobacter* атакующей целлюлозу *Spirochaeta cytophaga*, при выращивании в культурах, содержащих чистую целлюлозу. Неизвестно, как далеко должно зайти разложение целлюлозы для получения эффективного источника энергии, и какие вещества, образующиеся таким образом, используются. Этот вопрос не будет решен до тех пор, пока не будет известно что-то большее о ходе изменений в расщеплении целлюлозы в почве.

Количество фиксированного азота на единицу разлагаемого энергетического материала сильно варьируется в зависимости от организма и условий. Виноградский обнаружил, что *егокlostридия* усваивала 2-3 мг. азота на грамм потребляемого сахара. Липман обнаружил, что *Azotobacter* фиксирует 15-20 мг. азота на грамм потребленного маннита.

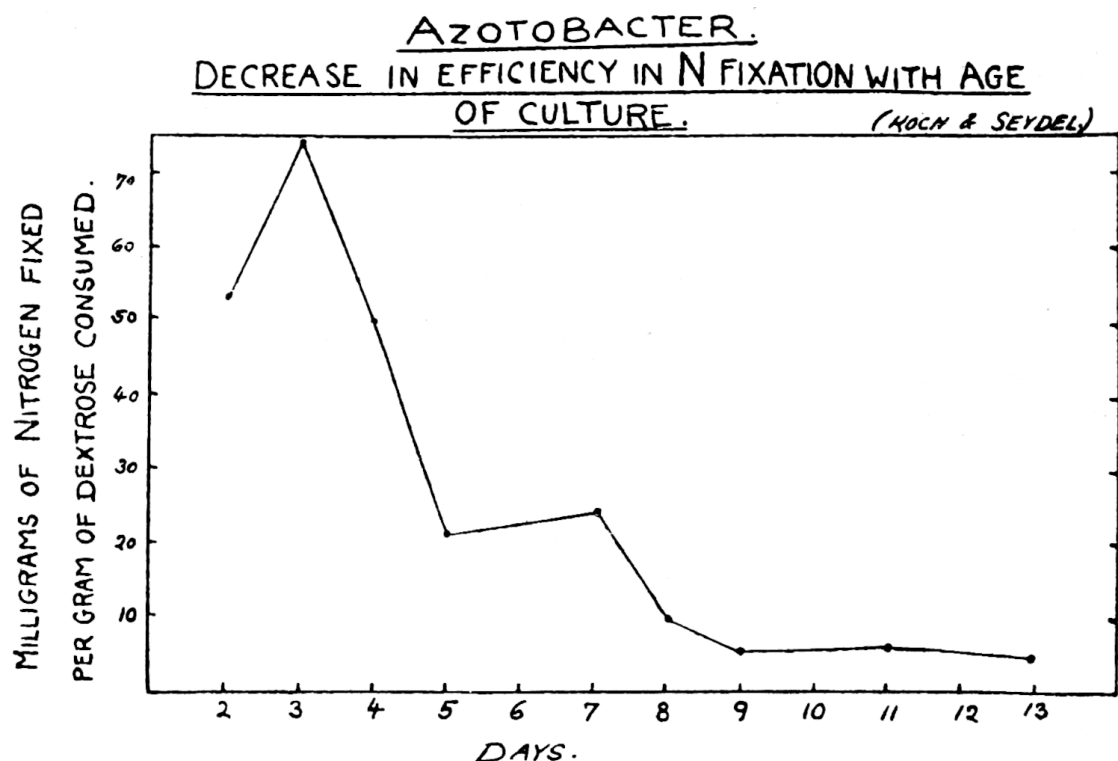


Рис. 5.

Подпись: Azotobacter. Снижение эффективности фиксации азота с возрастом культуры. (Koch & Seydel.)

По оси X: Дни.

Ось Y: Миллиграммы фиксированного азота на грамм потребляемой декстрозы.

Однако обнаружено, что в жидкой культуре соотношение фиксированного азота к окисленным углеводам меняется в зависимости от возраста культуры, быстро снижаясь с увеличением возраста[42] (Рис. 5). Это снижение эффективности в культурах может быть связано с накоплением продуктов метаболизма, которых не было бы в почвенных условиях. Действительно, эффективностьAzotobacter в песчаной культуре была обнаружена Крайнским[39] значительно выше, чем в растворе. Таким образом, вероятно, что в почве азотфиксирующие организмы менее расточительно расходуют энергетический материал, чем в обычных лабораторных условиях. Следует надеяться, что будущие исследования укажут, какие условия обеспечивают наибольшую экономию энергетического материала при фиксации азота.

Фиксация азота в почве снижается из-за присутствия значительного количества нитратов. Это, по всей вероятности, связано с тем фактом, что азотфиксирующие организмы способны использовать соединения азота там, где они доступны. Энергия, необходимая для получения аминокислот и белков из нитратов или аммиака, конечно, намного меньше, чем требуется для получения этих веществ из элементарного азота. Поэтому неудивительно, что там, где нитрат доступен, Azotobacter предпочитает использовать его вместо фиксации атмосферного азота.[5]

ТАБЛИЦА III.УСВОЕНИЕ НИТРАТОВ.
Азотобактерией в чистой культуре —(Бонацци).

	Нитраты и нитриты присутствуют.	Органический азот и аммиак	Всего зафиксировано или утрачено.
	мг.	mgs.	mgs.
Культивирование с нитратом—			
В начале	8·55	0·76	—
После роста	0·2	8·71	- 0·4
Культуры без нитрата—			
В начале	—	0·76	—
После роста	—	4·50	+ 3,74
(Период роста —24 дня при 25°С)			

Химический процесс, посредством которого фиксируется азот, совершенно неизвестен, хотя был сделан ряд умозрительных предположений. Появление значительных количеств аминокислот в молодых культурах *Azotobacter* предполагает, что это может быть этапом процесса, но в настоящее время данные слишком неубедительны, чтобы служить основой для теоретических построений.

Azotobacter очень богат фосфором, анализ поверхностного роста в культурах *Azotobacter*, проведенный Stoklasa, дает около 60 % фосфора. фосфорной кислоты в золе. Было обнаружено, что для полноценного развития культур требуется значительное количество фосфата. Таким образом, как и следовало ожидать, фиксация азота в почве часто значительно стимулируется добавлением фосфатов. Кристенсен действительно обнаружил почвы, в которых недостаток фосфата был ограничивающим фактором для роста азотобактерий.,,,

Azotobacter не переносит кислую среду и очень зависит от наличия доступного основания. В культурах это обычно содержится в виде карбоната кальция или магния. Гейни[21] обнаружил, что *Azotobacter* встречается в почвах с кислотностью не выше $P_H 6.0$, а Кристенсен,[7] [9] в Дании, обнаружил тесную связь между появлением *Azotobacter* в почвах и наличием достаточного количества карбоната кальция. Эта связь была настолько тесной, что он разработал основанный на этом факте метод обнаружения дефицита извести в образце почвы.

В дополнение к уже рассмотренным группам, существует замечательная и важная группа азотфиксирующих бактерий, которые обитают в тканях корней высших растений и могут выполнять свои функции. По крайней мере, с классических времен было известно, что определенные бобовые растения при подходящих условиях повышают продуктивность почвы. На корнях бобовых обычно встречаются небольшие бугорки. Они были отмечены и изображены Мальпиги в семнадцатом веке и долгое время считались корневыми желваками. Как было описано в главе I., истинная природа этих бугорков была окончательно выяснена Хеллригелем и Уилфартом в 1886 году. В результате серии экспериментов в горшках они сделали блестящий вывод о том, что способность фиксировать азот, которой обладают бобовые, обусловлена бактериями, ассоциированными с ними в бугорках.

В конце концов Бейеринк выделил эти бактерии и изучил их в чистой культуре. С тех пор накопилось очень много литературы на тему бактерий, продуцирующих клубеньки, с которыми невозможно иметь дело на небольшом пространстве. Клубеньковый организм, *Bacillus radicola*, при выращивании на подходящей среде претерпевает ряд различных морфологических изменений. Наиболее связанный отчет об этих изменениях дан в статье Бьюли и Хатчинсона.[4] В активной культуре наиболее распространенным типом является палочковидная бацилла, которая может быть подвижной, а может и не быть. С возрастом они часто становятся разветвленными или неправильной формы, возможно, образование этих разветвленных форм связано с условиями окружающей среды. Эти неправильные формы, известные как “бактероиды”, являются характерным типом узелков. Было обнаружено, что их выработка в культуральных средах стимулируется сахарами и органическими кислотами, которые могут содержаться в окружающей среде растения-хозяина. У более старых палочек и бактериоидов окрашивающий материал конденсируется в гранулы, и, наконец, палочки распадаются на коккоидные формы. При подходящих условиях культивирования Бьюли и Хатчинсон получили культуры, почти полностью состоящие из этой стадии. Если такую культуру инокулировать на свежую среду, богатую сахаром, стадия роения появляется в большом

количестве. Эти роильщики представляют собой очень мелкие кокковидные палочки размером 9×18 , которые активно подвижны. Они, по-видимому, развиваются позже в стадию палочковидных.

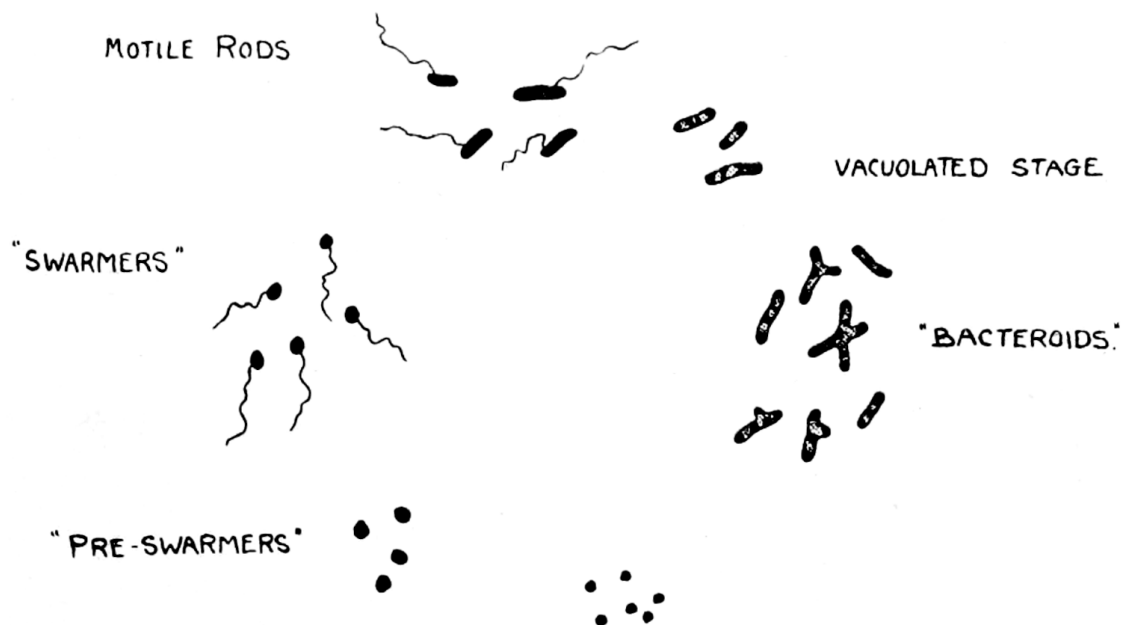


Рис. 6.—*Bacillus radicola*. Стадии жизненного цикла. (По Хатчинсону и Бьюли.)

Подвижные стержни

Стадия Вакуолизации

“Ройщики”

“Бактероиды”

“Предварительные роители”

Очень мало известно о жизни этого организма в почве. Однако он способен фиксировать азот в культурах, и было заявлено[35] [48], что он может делать это в почве вне растения, так что, возможно, мы должны принять это во внимание в этой связи. Необходимы дополнительные знания относительно оптимальных условий для роста организма в почве. По-видимому, он более устойчив к кислым почвенным условиям, чем *Azotobacter*. Было обнаружено, что предельная степень кислотности варьируется у разных разновидностей организма от pH 3.15 до pH 4.9.

Долгое время велись споры относительно того, принадлежат ли все клубеньковые организмы, обнаруженные на разных растениях-хозяевах, к одному виду или существует несколько отдельных видов, каждый из которых способен поражать небольшую группу растений-хозяев. Поскольку термин “вид” в настоящее время не имеет точного значения применительно к бактериям, обсуждение в такой форме вряд ли приведет к какому-либо завершению. Имеющиеся данные, по-видимому, показывают, что клубеньковые организмы образуют группу, находящуюся в состоянии дивергентной специализации для жизни на разных растениях-

хозяевах, и что эта специализация достигла разной степени у разных хозяев. Таким образом, организмы из клубеньков гороха (*Pisum sativum*) также будут образовывать клубеньки на вициях, латирусах и хрусталиках, но, по-видимому, утратили способность нормально поражать другие бобовые культуры. С другой стороны, бактерии из клубеньков соевых бобов (*Glycine hispida*) стали настолько специализированными, что не заражают ни один другой род растения-хозяина, а соевые бобы устойчивы к заражению другими разновидностями клубенькового организма. Беррилл и Хансен[6] после тщательного исследования разделили клубеньковые бактерии на одиннадцать групп, в пределах каждой из которых растения-хозяева взаимозаменяемы. Существование различных групп клубеньковых организмов было подтверждено отдельными данными серологических тестов (Ципфель, Климмер и Крюгер).[40] Результаты тестов на перекрестную прививку иногда были противоречивыми. Действительно, кажется, что растение-хозяин обладает переменной способностью сопротивляться инфекции, так что, когда его устойчивость снижается, оно может быть способно к заражению странной разновидностью клубенькового организма. Возникший таким образом вопрос о способности бобовых растений противостоять инфекции имеет фундаментальное значение, и его выяснение должно пролить свет на отношение растений к бактериальной инфекции в целом.

Стадия организма, поражающего растение, в настоящее время неизвестна. Можно предположить, что это подвижный "роитель". Проникновение обычно осуществляется через корневые волоски. Волос поражается близко к кончику, и, по-видимому, вырабатывается фермент, который заставляет кончик загибаться характерным образом. Организмы размножаются внутри корневого волоска и распространяются по нему, образуя характерную студенистую нить, наполненную бактериями, в форме стержня. Эта "инфекционная нить" проникает в клетки ткани корня, где она обильно разветвляется. На молодых стадиях формирования клубеньков можно увидеть, как ветви проникают в клетки перициклического слоя. Индуцируется быстрое клеточное деление этих корневых клеток. В ходе этого клеточного деления иногда обнаруживаются аномальные показатели митоза, такие как при патологических разрастаниях. Клетки выталкиваются наружу из кортикального слоя корня и таким образом образуют узелок.

Некоторые клетки в центре узелка сильно увеличиваются, и в полностью выросшем узелке видно, что они заполнены бактериями. Были описаны различия в морфологии организмов в разных частях клубенька.[62] Точно неизвестно, способны ли различные стадии организма в равной степени фиксировать азот, или каково значение этих стадий внутри клубенька. Считалось, что именно неправильные бактериоидные формы в основном связаны с фиксацией азота. В более старых узелках микроорганизмы приобретают неправильную форму и слабо окрашиваются, а бактериоидная ткань разрушается, и узелок в конечном итоге разлагается. При фиксации азота, которая происходит в клубеньках, бактерии, без сомнения, получают необходимую энергию из углеводов растения-хозяина. Есть свидетельства того, что растение способствует процессу фиксации, удаляя растворимые продукты метаболизма из окружающей среды бактерий. Голдинг[22] смог добиться значительно повышенной фиксации азота в искусственных культурах, установив фильтрующее устройство таким образом, чтобы удалять продукты метаболизма.

Большое практическое значение бобовых культур в сельском хозяйстве привело к многочисленным попыткам увеличить их рост и закрепление в них азота путем инокуляции семян или почвы подходящими клубеньковыми бактериями. Эта инокуляция может быть

произведена либо почвой, в которой растение-хозяин было успешно выращено и которая, следовательно, должна содержать организм в достаточном количестве, либо могут быть использованы чистые культуры организмов, выделенных из клубеньков. В ходе испытаний прививки были получены очень разные результаты.

В сельскохозяйственной практике зернобобовую культуру часто привозят на новую территорию, где она ранее никогда не произрастала. В такой почве весьма вероятно, что разновидности клубенькового организма, способного поражать корни, могут и не существовать. В таких случаях прививка нужным организмом или зараженной почвой часто дает хорошие результаты.

Однако более сложным случаем является тот, когда бобовая культура долгое время выращивалась в данной местности и когда почва уже заражена нужными организмами. Эта, более фундаментальная проблема, особенно актуальна для нашей страны. Здесь может показаться, что инокуляция культурой организма принесет пользу растению только (1) если встречающиеся в природе организмы присутствуют в очень небольшом количестве; или (2) если организмы в добавленной культуре более вирулентны, чем те, которые уже есть в почве. Таким образом, проблема успешной инокуляции, по-видимому, связана с проблемой повышения инфекционной вирулентности организма до более высокого уровня.

Успешное развитие клубеньков в бобовых культурах также в значительной степени зависит от почвенных условий. Влияние почвенных условий на развитие клубеньков изучалось многими специалистами. Было обнаружено, что влага очень сильно влияет на развитие конкреций. Определенные соли оказывают очень определенное влияние на образование конкреций.^[64] Их влияние на количество развивающихся узелков было изучено, но причину этого эффекта необычайно трудно определить. Действие обычно комплексное. Известно, что фосфаты стимулируют образование клубеньков. Вероятно, они действуют несколькими способами. Во-первых, они могут вызывать размножение клубеньковых организмов в почве; во-вторых, они способствуют большему развитию корней у растения, тем самым увеличивая шансы заражения; и в-третьих, Бьюли и Хатчинсон^[4] обнаружили, что фосфаты вызывают появление подвижной стадии организма в культурах. Реальное понимание влияния окружающей среды на образование клубеньков приведет к значительному совершенствованию наших методов возделывания бобовых культур.

Д. Связь бактериальной активности с плодородием почвы.

Различные виды деятельности почвенных бактерий имеют жизненно важное значение для роста высших растений, существование которых зависит от определенных из этих процессов. Во-первых, как мы видели, бактерии разлагают ткани высших растений и производят гумусовые материалы, которые необходимы для поддержания хороших физических свойств почвы. Затем запасы нитратов, от которых зависит большинство высших растений, образуются в результате разложения органических соединений азота бактериями в поисках энергии. Истощение общего содержания азота в почве из-за дождей и удаления азота из сельскохозяйственных культур в некоторой степени компенсируется фиксацией атмосферного азота определенными бактериями. С другой стороны, при усвоении соединений азота для создания белка бактерии конкурируют с высшими растениями за один из важнейших компонентов их пищи, и их действие может при определенных условиях вызвать временное азотное голодание. Однако следует помнить, что большое количество нитратов теряется из полевых почв в результате вымывания дождями, особенно зимой. Усвоение нитратов и аммиака микроорганизмами

удерживает часть этого азота в почве и, таким образом, в определенные периоды может быть полезным.

Существует еще один важный аспект, в котором почвенные бактерии влияют на рост растений. Их деятельность приводит к высвобождению неорганических солей, таких как поташ и фосфаты, в форме, доступной для использования растениями. Высвобождение соединений фосфора и калия происходит двумя путями. Во-первых, органические вещества, содержащие фосфор и калий в нерастворимой форме, подвергаются атаке бактерий, в результате чего эти элементы высвобождаются в виде неорганических солей, доступных высшим растениям. Во-вторых, большая часть фосфора, поступающего в почву из горных минералов, присутствует в виде нерастворимых фосфатов, таких как апатит и фосфат железа. Большая часть калия также получается из нерастворимых силикатных минералов. В обоих случаях превращение нерастворимых минералов в растворимые фосфаты и соединения калия в значительной степени осуществляется растворением в воде, содержащей углекислоту и другие кислоты. Эти кислоты в основном вырабатываются микроорганизмами, которые, помимо углекислоты, продуцируют органические кислоты, а в особых случаях - серную и азотистую кислоты. Было обнаружено, например, что в почвенном компосте с серой и нерастворимым фосфатом в результате окисления серы бактериями может вырабатываться достаточное количество серной кислоты для преобразования значительного количества фосфата в растворимую форму. Таким образом, когда мы рассматриваем функции, выполняемые почвенными бактериями, неудивительно обнаружить, что высокая бактериальная активность в почве связана, как правило, с плодородием.

Е. Изменения численности и активности бактерий и их связь с внешними факторами.

Цель почвенных бактериологов - найти средства, способствующие жизнедеятельности почвенных бактерий, особенно тех, которые полезны для высших растений. Поэтому необходимы знания об изменениях численности и активности почвенных бактерий, а также о влиянии на них почвенных условий. Необходимость изучения этих изменений потребовала разработки количественного метода, с помощью которого можно было бы оценить количество бактерий в почве и их активность.

Метод, обычно используемый для подсчета бактерий в почве, является модификацией метода посева по Коху. При подсчете бактерий необходимо преодолеть две трудности — их огромное количество и небольшой размер. Количество бактерий в почве настолько велико, что бактериальную популяцию в грамме почвы, конечно, невозможно подсчитать напрямую. Таким образом, принятый метод заключается в приготовлении суспензии почвы в стерильном солевом растворе и разбавлении этой суспензии до удобной и известной степени, которая будет зависеть от ожидаемого количества бактерий. Для обычных полевых почв оказалось удобным, например, разбавлять почвенную суспензию таким образом, чтобы один кубический сантиметр разбавленной суспензии содержал $\frac{1}{250\,000}$ тысячных грамма почвы. Такой объем обычно содержит количество бактерий, достаточно малое, чтобы их можно было сосчитать. Вторая трудность заключается в том, что организмы микроскопичны, и все же их невозможно легко подсчитать под микроскопом из-за присутствия частиц почвы в суспензии. Следовательно,

приходится прибегать к посеву. Один кубический сантиметр разбавленной суспензии помещают в чашку Петри и смешивают с подходящей питательной агаровой средой, расплавляют и охлаждают примерно до 40°C. Среда застывает, и после нескольких дней инкубации организмы размножаются и образуют колонии, видимые невооруженным глазом. Путем подсчета этих колоний мы получаем оценку количества бактерий в одном кубическом сантиметре суспензии, предполагая, что каждый организм развился в одну колонию, и, умножив это число на степень разбавления, мы получаем количество на грамм почвы. На практике из порций разбавленной суспензии размером в один кубический сантиметр делают несколько параллельных пластинок и берут среднее количество колоний на пластинку. Это означает, что ошибка из-за случайного распределения бактерий в суспензии уменьшается из-за большего количества подсчитанных организмов.

Делая выводы на основе данных о количестве бактерий, необходимо различать показания, которые метод дает об абсолютном количестве бактерий в почве, и точность, с которой он позволяет сравнивать количество двух образцов почвы. В настоящее время этот метод не может быть использован для первой цели. Мы не знаем, насколько цифры, полученные этим методом подсчета, не соответствуют фактическому количеству бактерий в почве. Одной из причин этого является трудность осуществления полного разделения скоплений бактерий на отдельные особи в суспензии. С другой стороны, не существует известной среды, на которой все физиологические группы бактерий могли бы развиваться и образовывать колонии. И даже на подходящей среде некоторые особи могут не размножаться.

Однако при сравнении количества бактерий в двух образцах почвы ситуация иная. В каждой исследуемой группе бактерий с помощью табличного метода должны быть получены показатели, пропорциональные количеству бактерий в почве. Таким образом, с помощью этого метода можно должно быть в состоянии определить, увеличивается или уменьшается численность бактерий с течением времени, или приводит ли определенная обработка почвы к увеличению или уменьшению. С этой целью технология метода была усовершенствована недавними работниками. Было обнаружено, что при тщательной стандартизации процесс разбавления почвы может быть осуществлен без значительных изменений результата ([таблица IV.](#)), и что точность метода ограничена главным образом изменением количества колоний на параллельных пластинах, частично из-за случайного распределения бактерий по конечной суспензии и частично из-за неравномерного развития колоний на среде. Поэтому вопрос о носителе был рассмотрен с целью повышения единообразия результатов, получаемых с его помощью. Липман, Конн и другие добились улучшения, используя химические соединения в качестве питательных ингредиентов, что сделало их среды более воспроизводимыми. На большинстве агаровых сред важным нарушающим фактором является рост разрастающихся колоний, которые препятствуют развитию некоторых других колоний. В Ротамстеде была разработана среда, в которой распространение этих организмов в значительной степени ограничено.^[61] Статистическое исследование^[19] показало, что на этой среде предотвращаются ошибки из-за неравномерного развития колоний, за исключением особых случаев, так что фактически оказывается, что различия в количестве колоний между параллельными планшетами вызваны просто случайным распределением бактерий в разбавленной суспензии (см. [Таблицу IV.](#)). В этом случае точность подсчета бактерий в разбавленной суспензии напрямую зависит от количества подсчитанных колоний и может быть известна с точностью.

ТАБЛИЦА IV. КОЛИЧЕСТВО БАКТЕРИЙ В ОБРАЗЦЕ ПОЧВЫ.

Подсчет на параллельных планшетах ведется по четырем наборам разведений, сделанных разными работниками.

Количество колоний на каждой пластинке.

Пластинка.	Сет I.	Сет II.	Сет III.	Набор Ив.
1	72	74	78	69
2	69	72	74	67
3	63	70	70	66
4	59	69	58	64
5	59	66	58	62
6	53	58	56	58
7	51	52	56	54
значит	60·86	65·86	64·28	62·86

стандартное отклонение от четырех комплектов = 5·62.

Стандартное отклонение между плитами в наборах = 7·76.

Информация, полученная в результате подсчета почвенных бактерий, имеет еще одно серьезное ограничение. Мы не знаем, какие из подсчитанных бактерий наиболее эффективны в осуществлении различных изменений, происходящих в почве. Даже неизвестно, какие из них активны в почве, а какие находятся в состоянии покоя. Таким образом, возможно иметь две почвы, содержащие равное количество бактерий, но проявляющие сильно различающуюся биохимическую активность, если одна почва содержит организмы с более высокой эффективностью. Более того, как уже указывалось, многие важные группы почвенных бактерий не развиваются на посевной среде и поэтому не учитываются. Эти соображения привели к разработке дополнительных методов, с помощью которых предполагалось оценить фактическую биохимическую активность почвенной микрофлоры. Первый из этих методов был разработан Реми, который попытался изучить биохимическую активность почвы путем помещения взвешенных количеств в стерильные растворы подходящего и известного состава, выдерживания их в стандартных условиях в течение определенного времени и затем оценки степени изучаемого химического изменения. Таким образом, чтобы проверить активность организмов, вырабатывающих аммиак из органических соединений азота, он внес в почву 1%-ный раствор пептона. и измерил количество аммиака, произведенного за заданное время. Аналогичными методами проверяется способность почвы окислять аммиак до нитрата, уменьшать количество нитратов или фиксировать атмосферный азот. Этот метод широко использовался и был разработан более современными работниками. Однако он страдает тем же серьезным недостатком, которого должен был избежать, поскольку мы не можем быть уверены, что те бактерии, которые развиваются в питательном растворе, являются теми типами, которые активны в почве, и, более того, даже там, где одни и те же типы функционируют в двух условиях, мы не знаем, одинакова ли степень их активности в почвенных и растворных культурах. Например, *Nitrosomonas*, по-видимому, проявляют очень разную степень активности в почве и в культуре.

Таким образом, очевидным является другой метод изучения активности почвенных микроорганизмов - оценка химических изменений, которые они производят в самой почве. Этот метод имеет очевидные преимущества перед неестественными методами, разработанными Remy's, но он имеет ряд ограничений, которые затрудняют его реальное применение. Во-первых, мы не всегда можем сказать, происходят ли обнаруженные изменения в почве из-за активности микроорганизмов или это чисто химические реакции без помощи биологических агентов. Затем, если нам удастся показать, что изменения происходят из-за микроорганизмов, будет очень трудно определить, какие организмы их вызывают. Это невозможно определенно проверить путем выделения подозрительных организмов и тестирования их активности в стерильной почве, поскольку при стерилизации почвы ее природа и состав изменяются. Однако, несмотря на эти трудности, изучение химических изменений, происходящих в почве, дало ценные знания в сочетании с изучением изменений количества и разнообразия микроорганизмов, сопровождающих эти реакции. Этот метод исследования хорошо иллюстрируется работой Рассела и Хатчинсона о воздействии тепла и летучих антисептиков на почву, где изучение химических изменений, таких как выработка аммиака, которые происходили в этих обработанных почвах, в сочетании с изучением изменений численности бактерий привело к осознанию того, что почвенная микропопуляция была сложной и содержала активные простейшие.

Большой трудностью в применении количественных методов к бактериям в полевых условиях является большой разброс плотности бактериальной популяции на участке полевой почвы, который может быть настолько велик, что количество бактерий в одном образце совершенно бесполезно. Например, распределение численности бактерий на участке пахотной почвы недалеко от Нортгемптона было изучено путем взятия шестнадцати образцов, распределенных по площади около 12 квадратных футов. Результат показал, что в некоторых случаях количество бактерий в образцах, взятых на расстоянии 6 дюймов друг от друга, отличалось почти на 100 процентов. К счастью, при благоприятных условиях можно обнаружить удивительно равномерное распределение численности бактерий по участку почвы.

На таком участке можно исследовать скорость, с которой численность почвенных микроорганизмов меняется с течением времени. Например, на затопленном участке в Барнфилде, Ротамстед, который обрабатывался мангольдами сорок семь лет подряд, было обнаружено, что распределение бактерий по площади настолько равномерное, что, если с участка одновременно взять несколько образцов почвы, разницу в количестве бактерий между образцами невозможно обнаружить с помощью метода подсчета (см. [Таблицу V.](#)). Работа Катлера, Крампа и Сандона[16] на этом участке показала, что количество бактерий очень сильно меняется от дня к дню, поэтому количество бактерий в почве не может быть обнаружено. и что эти колебания имели место по всему участку, поскольку две серии образцов, взятых в два ряда на расстоянии 6 футов друг от друга, показали аналогичные колебания (см. [Рис. 7](#)). Обнаружение этих больших ежедневных колебаний численности привело к исследованию того, как быстро меняется численность бактерий, и образцы из Барнфилда, взятые с интервалом в два часа, показали, что значительные изменения численности происходили даже через такие короткие промежутки времени.

ТАБЛИЦА V. КОЛИЧЕСТВО БАКТЕРИЙ В ЧЕТЫРЕХ ОБРАЗЦАХ ПОЧВЫ.
Из Барнфилда, взяты одновременно.

Количество колоний на каждой пластинке.

Пластинка.	Образец I.	Образец II.	Пример III.	Образец Ив.
1	38	45	43	27
2	32	40	34	41
3	52	45	52	35
4	32	31	55	36
5	40	43	38	45
означает,	38·8	40·8	44·4	36·8

стандартное отклонение между четырех образцах = 7·25.

Стандартное отклонение между параллельными пластинами в наборах = 7·55.

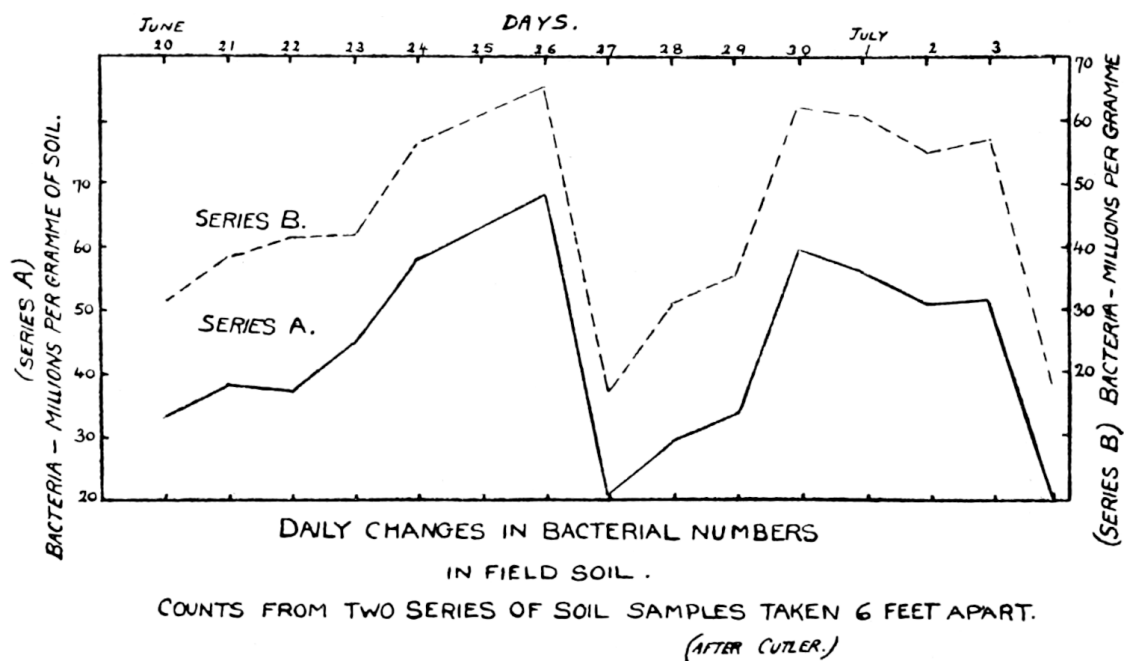


Рис. 7.

По оси X (вверху): Дни.

Ось Y (слева): (Серия А) Количество бактерий -миллионы на грамм почвы.

Ось Y (справа): (Серия В) Бактерии -миллионы на грамм.

Подпись: Ежедневные изменения численности бактерий в полевой почве.

Подсчитано по двум сериям образцов почвы, взятых на расстоянии 6 футов друг от друга.
(После Катлера.)

Поскольку бактерии, участвующие в этих колебаниях, имеют большое значение для сельскохозяйственных культур, поскольку они по большей части продуцируют аммиак, дальнейшее изучение причины этих колебаний и их влияния на содержание аммиака и нитратов в почве имеет фундаментальное значение. Есть доказательства, которые будут обсуждены позже, что причина связана с изменением активности определенных почвенных простейших, поскольку было обнаружено, что ежедневные изменения количества активных аминокислот в почве происходят в направлении, обратном изменениям количества бактерий. Таким образом, представляется, что мы имеем дело с равновесием между различными представителями почвенной популяции, причем точка равновесия меняется с частыми интервалами.

В дополнение к ежедневным изменениям, можно обнаружить изменения в численности и активности почвенной популяции, связанные с сезоном. Хорошо заметный рост наблюдается весной и осенью (см. [Рис. 15, 16](#), стр. 89, 90). Это хорошо видно, если нанести на график среднее за две недели суточное количество бактерий и простейших в почве Барнфилда. Этот весенний и осенний прирост включает как бактериальную, так и простейшую популяцию и, следовательно, отличается от кратковременных колебаний тем, что обусловлен не нарушением равновесия между бактериями и простейшими, а общим повышением активности обеих групп организмов.

Когда мы рассматриваем воздействие внешних условий на почвенные бактерии, необходимо иметь в виду существование сложной почвенной популяции и взаимозависимость ее представителей. Изменения внешних условий могут влиять на различные компоненты населения по-разному или в разной степени, нарушая тем самым равновесие между различными группами. Например, добавление мягкого ароматического антисептика в почву, по-видимому, воздействует на простейшие таким образом, что нарушает равновесие между бактериями и простейшими в пользу бактерий, в то время как в некоторых случаях ароматическое соединение обеспечивает пищей особые бактерии, вызывая их размножение, нарушая равновесие между различными группами бактерий. Когда наши знания о влиянии внешних факторов на почвенную популяцию станут достаточными, вероятно, будет обнаружено, что почти во всех случаях изменение почвенных условий приводит к некоторому нарушению равновесия между компонентами почвенной популяции, хотя в настоящее время есть только определенные примеры, где это нарушение является вероятным объяснением фактов.

Поскольку бактерии зависят от адекватных поставок энергии и пищи, следует ожидать, что добавление органических веществ или неорганических пищевых материалов значительно улучшит их жизнедеятельность. Влияние добавляемого со двора фермы навоза на повышение бактериальной активности было широко изучено.[\[27\]](#) Некоторое увеличение численности и активности бактерий в этом случае может быть связано с добавлением бактерий с навозом, но считается, что этот фактор имеет меньшее значение, чем дополнительные запасы энергии и пищи, которые получает от него почвенная флора в целом. Питательные соли, такие как фосфаты и соли калия, обычно усиливают активность бактерий.

Влияние солей щелочей на почвенные бактерии особенно изучалось на Западе Соединенных Штатов, где наличие щелочи в почве является серьезной проблемой.[\[23\]](#) Почвенные бактерии обычно стимулируются небольшими дозами солей щелочей, которые токсичны в более высокой концентрации. Как правило, хлориды являются наиболее токсичными солями, электроотрицательный ион играет важную роль в действии соли. Соли воздействуют на

бактерии как из-за изменений осмотического давления, которые они производят, так и благодаря их специфическому действию на бактериальную протоплазму.[26] Когда в почву добавляют равные массы различных солей, их токсическое действие на бактерии оказывается настолько слабо связанным с их соответствующим осмотическим давлением, что мы должны заключить, что этот фактор является менее важным. Есть основания предполагать, что токсическое действие солей на бактерии часто связано с влиянием специфических ионов на проницаемость клеточной стенки бактерий. Этот вывод основан на изменениях электропроводности бактериальных суспензий в присутствии различных солей.[59]

Было обнаружено, что существует определенный антагонизм между различными солями. Возможно, что будущая работа в этом направлении может указать, каковы пропорции обычных электролитов, которые позволят получить должным образом “сбалансированный” почвенный раствор, чтобы противодействовать вредному избытку одной соли.

Определенные соли, такие как соли мышьяка[24] и марганца, по-видимому, оказывают стимулирующее действие на бактериальную активность; причины этого действия в настоящее время не изучены.

Кислотность почвы оказывает важное влияние на бактериальные процессы. Кислотность почв может повыситься до такой степени, что затрудняется разложение тканей растений бактериями, и таким образом образуется слой торфа. Степень кислотности, которая является токсичной, очень сильно варьируется в зависимости от различных почвенных бактерий, некоторые из них, такие как *Azotobacter* и *Nitrosomonas*, очень плохо переносят кислотность.

Условия аэрации, содержание воды и температура в полевой почве взаимосвязаны. Аммонифицирующие организмы не сильно зависят от аэрации, но этот фактор иногда является ограничивающим в случае очень аэробных нитрифицирующих бактерий. Следовательно, эффективная обработка почвы способствует нитрификации.

Было предпринято множество попыток соотнести температуру и влажность полевых почв с численностью и активностью бактерий. Эти попытки дали очень противоречивые результаты. Общеизвестно, что обильное увлажнение полезно. Так, Гривз из штата Юта установил, что оптимальное содержание воды для производства аммиака и нитратов составляет около 60% влагоудерживающая способность. С другой стороны, Прескотт[56] обнаружил, что за летним пересыханием почвы в Египте последовало усиление бактериальной активности. Фабрициус и Фейлитцен,[18] используя болотную почву, обнаружили прямую зависимость между температурой почвы и численностью бактерий, показывая, что температура может быть ограничивающим фактором при определенных условиях. Однако на обычных пахотных почвах такого прямого влияния температуры или влажности обнаружить невозможно[16] (см. Рис. 8). Конном даже было обнаружено[11], что промерзание почвы может вызвать заметное увеличение численности бактерий. Неустойчивое воздействие температуры и влажности на почвенные бактерии, вероятно, приводит к нарушению равновесия между бактериями и другими компонентами почвенной микропопуляции. Таким образом, высушивание и замораживание, хотя и вредно воздействуют на бактерии, могут в большей степени подавлять другие микроорганизмы, тем самым освобождая бактерии от конкуренции. Именно в исследовании этого равновесия и факторов, которые могут управлять им в нашу пользу, следует ожидать больших успехов в биологии почвы в будущем.

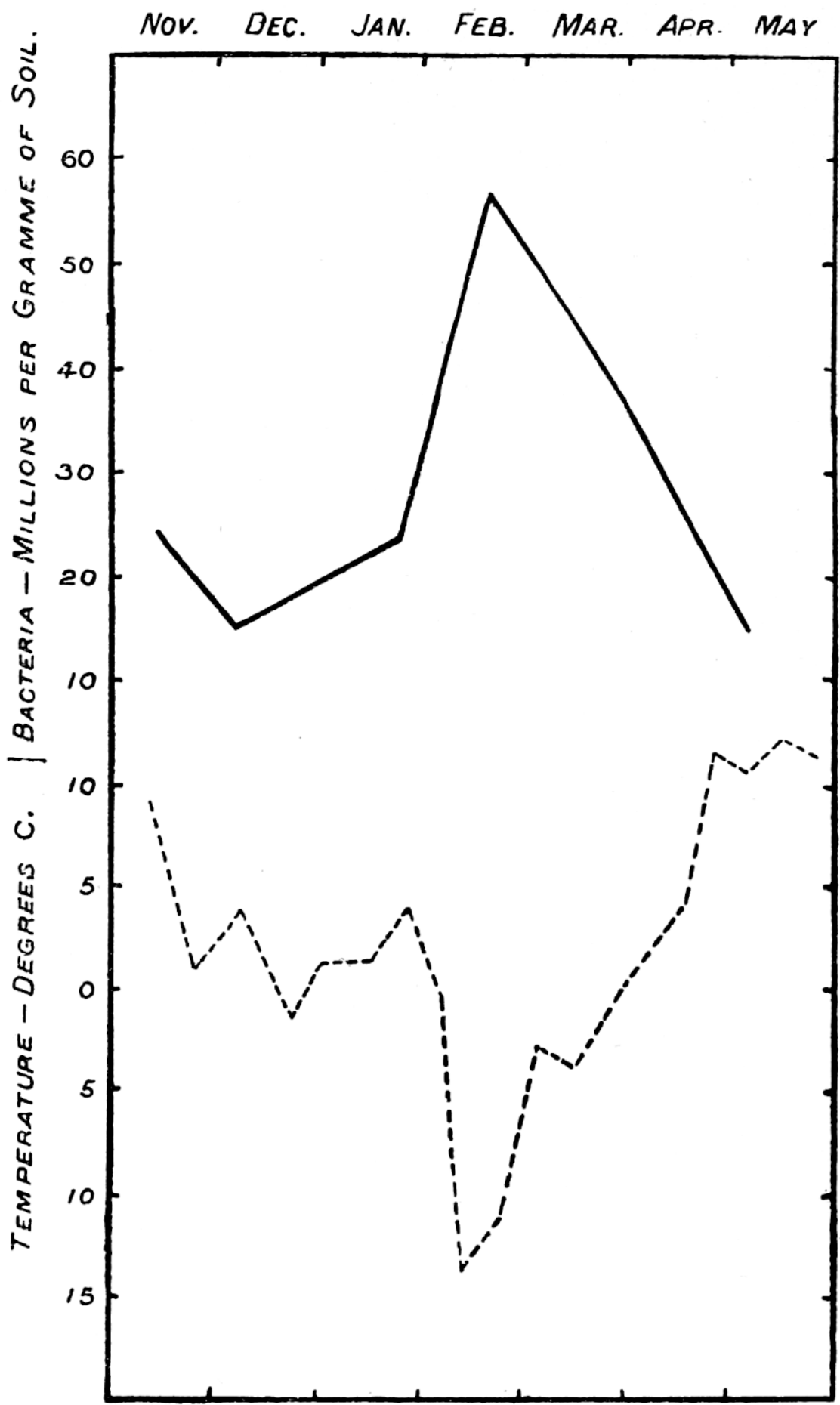


Рис. 8. Влияние заморозков на численность бактерий в почве. (Далее)

Ось X: ноябрь-май

Ось Y (внизу): Температура-градусы С.

Ось Y (вверху): Количество бактерий - миллионы на грамм почвы.

ССЫЛКИ На ГЛАВЫ II. И III.

- [1] Эшби, С. Ф., Журн. Сельскохозяйственные науки, 1907, т. ii., с. 35.
- [2] Бейеринк, М. В., Центр. ф. Бакт., 1900, Abt. II., Bd. 6, стр. 1.
- [3] Бейеринк М. В. и Ван Делден А., Центр. ф. Бакт., 1902, Абт. II., Bd. 9, стр. 3.
- [4] Бьюли, У. Ф., и Хатчинсон, Х. Б., Журн. Сельскохозяйственные науки, 1920, т. х, с. 144.
- [5] Бонацци Э., Журн. Бакт., 1921, т. vi., с. 331.
- [6] Беррилл, Т. Дж. и Хансен, Р., Иллин. Опыт штата, 1917, Бюллетень 202.
- [7] Christensen, H. R., Centralblatt. f. Bakt., 1915, Abt. II., Bd. 43, p. 1.
- [8] Christensen, H. R., Centralblatt. f. Bakt., 1907, Abt. II., Bd. 17, pp. 109, 161.
- [9] Кристенсен Х. Р. и Ларсен О. Х., Centralblatt. f. Bakt., 1911, Abt. II., Bd. 29, стр. 347.
- [10] Конн, Х. Дж., Centralblatt. f. Bakt., 1910, Abt. II., Bd. 28, стр. 422.
- [11] Конн, Х. Дж., Centralblatt. f. Bakt., 1914, Abt. II., Bd. 42, стр. 510.
- [12] Конн, Х. Дж., Журн. Бакт., 1916, т. i, стр. 187.
- [13] Конн, Х. Дж., Журн. Бакт., 1917, т. ii., с. 137.
- [14] Конн, Х. Дж., Журн. Бакт., 1917, т. ii., с. 35.
- [15] Крамер Э., арх. ф. Гигант., 1893, Bd. 16, стр. 151.
- [16] Катлер У., Крамп Л. М. и Сандон Х., Фил. Пер. Рой. Соч., 1923, Серия В, том. ссxi., стр. 317.
- [17] Дориленд, С. J. Т., штат Северная Дакота, 1916, Бюллетень 116.
- [18] Фабрициус, О., и Фейлитцен, Х., Центр. ф. Бакт., 1905, Абт. II., Bd. 14, стр. 161.
- [19] Фишер Р. А., Торнтон Х. Г. и Маккензи В. А., Энн. Приложение. Биол., 1922, т. ix., с. 325.
- [20] Фред, Э. Б., и Харт, Э. Б., штат Висконсин, Agr. Exp. Sta. Исследование, 1915, Бюллетень 35.
- [21] Гейни, П. Л., журнал. Сельское хозяйство. Исследование, 1918, т. xiv, с. 265.
- [22] Голдинг Дж., Журн. Сельскохозяйственные науки, 1905, т. i, с. 59.

- [23] Гривз, Дж. Э., Почвоведение., 1916, том ii., стр. 443.
- [24] Гривз, Дж. Э., Журнал. Agric. Res., 1916, том. vi, стр. 389.
- [25] Гривз, Дж. Э., Почвоведение., 1920, т. х., стр. 77.
- [26] Гривз, Дж. Э. и Лунд, Ю., Почвоведение., 1921, т. xii., стр. 163.
- [27] Гривз, Дж. Э. и Картер, Э. Г., Журнал. Сельское хозяйство. Исследование, 1916, том vi., стр. 889.
- [28] Груневеге, Дж., Арх. Suikerindust., 1913, Bd. 21, стр. 790.
- [28b] Грин, Х.Х., Департамент сельского хозяйства Союза стран Южной Африки, представитель директора Vet. Res., 1918, стр. 592.
- [29] Хатчинсон, К.М. Н., представитель Agr. Res. Inst. и полковник. из Пуши, 1912, с. 85.
- [30] Хатчинсон Х. Б. и Клейтон Дж., Журн. Сельскохозяйственные науки, 1919, т. ix., с. 143.
- [30b] Хатчинсон Х. Б. и Ричардс Х. Х., Журнал. Мин. Сельское хозяйство., 1921, т. xxviii., стр. 398.
- [31] Ханзава, Дж., Центр. ф. Бакт., 1914, Абт. II., Bd. 41, стр. 573.
- [32] Хопкинс, К. Г. и Уайтинг, А. Л., Ill. Agr. Exp. Sta., 1916, Бюллетень 190, стр. 395.
- [33] Hoppe-Seyler, G., Ztschr. Физ. Химия., 1886, т. х, с. 201, 401; 1887, т. xi., с. 561.
- [34] Hesselmann, H., Skogsvårdsför. Тидскр., 1917, № 4, с. 321.
- [35] Джоши, Н. В., Память. Департамент сельского хозяйства Индии, Bact. Ser., 1920, том i., № 9.
- [36] Koch, R., Mitt. Кайс. Gesundh., 1881, том i, стр. 1.
- [37] Касерер Х., Центр. ф. Бакт., 1906, Абт. II., Bd. 16, стр. 681.
- [38] Касерер Х., Центр. ф. Бакт., 1905, Абт. II., Bd. 15, стр. 573.
- [39] Крайнский А. В., Центр. ф. Бакт., 1910, Абт. II., Bd. 26, стр. 231.
- [40] Климмер М. и Крюгер Р., Центр. ф. Бакт., 1914, Абт. II., Bd. 40, стр. 257.
- [41] Кржеминиевский, С., Центр. ф. Бакт., 1909, Абт. II., Bd. 23, стр. 161.
- [42] Кох А. и Сейдель С., Центр. ф. Бакт., 1912, Абт. II., Bd. 31, Стр. 570.
- [43] Липман, К. Б., Бот. Газ., 1909, вып. xlviii., стр. 106.
- [44] Липман, К. Б., и Берджесс, П. С., Центр. ф. Бакт., 1914, Абт. II., Bd. 41, стр. 430.
- [45] Липман, К. Б., и Берджесс, П. С., Центр. ф. Бакт., 1915, Abt. II., Bd. 44, стр. 481.
- [46] Липман, К. Б., и Уэйник, Д. О., Почвоведение, 1916, том i, стр. 5.

- [47] Лонис Ф. и Пиллаи Н. К., Центр. ф. Бакт., 1908, Абт. II., Bd. 20, стр. 781.
- [47b] Лонис Ф. и Смит Т., Журнал. Сельскохозяйственное издание, 1914, том vi., стр. 675.
- [48] Маккенна, Дж., представитель. Прогр. Сельское хозяйство, Индия, 1917, стр. 101.
- [49] Маршаль Э., Булл. Акад. Руа. Бельгия, 1893, том xxv., стр. 727.
- [50] Макбет, И. Г., и Скейлс, Ф. М., Министерство сельского хозяйства США, Бюро по производству растений, 1913, Бюллетень 266.
- [51] Мокеридж Дж., Биохимия. Журн., 1915, т. ix., с. 272.
- [52] Набокич, А. Я. и Лебедев, А. Ф., Центр. ф. Бакт., 1906, Абт. II., Bd. 17, стр. 350.
- [53] Нагаока, М., Бык. Сборник статей, Токио, 1900, том vi., № 3.
- [54] Омелянский В. Л., Собрание сочинений Акад. наук, 1895, вып. cxxi., стр. 653; 1897, вып. cxhv., с. 907, 1131; Арх. биол. наук., (Санкт-Петербург), 1899, т. vii., с. 411.
- [55] Омелянский В. Л. и Сохмсков М., арх. биол. наук, изд. Инст. Имп. мед. опыта. (Петроград), 1916, вып. xviii., с. 327, 338, 459; т. xix., с. 162.
- [56] Прескотт, Дж. А., Журн. Аграрные науки, 1920, т. x, с. 177.
- [57] Söhngen, N. L., Centr. f. Bakt., 1905, Abt. II., Bd. 15, p. 513.
- [58] Сен Гупта, Н., Журн. Аграрные науки, 1921, т. xi., с. 136.
- [59] Ширер, К., журнал. Нуг., 1919, том. xviii., с. 337.
- [60] Tappeiner, Ber. Deut. Химия. Gesell., 1883, vol. xvi., p. 1734; Zeitsch. Биол., 1884, т. xx., с. 52.
- [61] Торнтон, Х. Г., Энн. Приложение. Биол., 1922, т. ix., с. 241.
- [62] Уоллин, И. Э., Журн. Бакт., 1922, т. vii., с. 471.
- [63] Ваксман С. А. и Иоффе Дж. С., Журн. Бакт., 1922, т. vii., с. 239.
- [64] Уилсон, Дж. К., Корнелл Агрик. Опыт штата, 1917, Бюллетень 386.

ГЛАВА IV.

ПРОСТЕЙШИЕ ПОЧВЫ, I.

То, что простейшие могут быть выделены из почвы, было общеизвестно биологам девятнадцатого века, но только в начале нынешнего столетия было высказано предположение, что эти организмы могут играть какую-то роль в общей экономике почвенной микропопуляции. В последние годы значительная часть наших знаний о цитологии различных групп простейших,

особенно амфибий, была получена в результате изучения представителей, обычно обитающих в почве; но, к сожалению, было получено мало знаний или их вообще не было получено о биологии этих животных в их естественной среде обитания.

Мнение о том, что присутствие этих организмов в чрезмерных количествах может привести к “почвенной болезни”, впервые было выдвинуто Расселом и Хатчинсоном в 1909 году и развито в их дальнейших работах, посвященных “Частичной стерилизации почвы”.

Нет необходимости подробно обсуждать эту важную отрасль сельского хозяйства, но для получения четкого представления о развитии изучения почвенных простейших необходимо как можно короче привести выводы, сделанные Расселом и Хатчинсоном из их обширных экспериментов на почвах, обработанных паром и различными летучими антисептиками[21]· [22]:—

“(1) Частичная стерилизация почвы вызывает сначала снижение, затем повышение численности бактерий, что продолжается до тех пор, пока их количество значительно не превысит количество бактерий, присутствующих в исходной почве.

“(2) Одновременно наблюдается заметное увеличение скорости накопления аммиака, который образуется из органических соединений азота.

“(3) Увеличение численности бактерий является результатом улучшения состояния почвы как среды для роста бактерий, а не улучшения бактериальной флоры.

“(4) Улучшение состояния почвы, вызванное частичной стерилизацией, является постоянным, высокая численность бактерий сохраняется даже в течение 200 и более дней. Из (3) и (4) очевидно, что фактор, ограничивающий численность бактерий в обычной почве, не является бактериальным, не является продуктом бактериальной активности и не возникает в почвах спонтанно.

“(5) Но если часть необработанной почвы внести в частично стерилизованную почву, численность бактерий после первоначального повышения начнет снижаться. Таким образом, лимитирующий фактор может быть повторно внесен из необработанных почв.

“(6) Доказательства ограничивающего фактора в необработанных почвах получены путем изучения влияния температуры на численность бактерий. Необработанные почвы поддерживали при температуре 10°, 20°, 30°С. в хорошо увлажненном аэрированном состоянии и периодически подсчитывали количество бактерий на грамм. Повышение температуры редко приводило к увеличению численности бактерий. Но после того, как почва была частично стерилизована, численность бактерий показала нормальный рост с повышением температуры.

ТАБЛИЦА VI.

Темпера тура хранени я. °С.	Необработанная почва.				Почва, обработанная толуолом.			
	В начале.	Через 13 дней.	Через 25 дней.	Через 70 дней.	В начале.	Через 13 дней.	Через 25 дней.	После 70 дней.

5°-12°	65	63	41	32	8·5	73	101	137
20°	65	41	22	23	8·5	187	128	182
30°	65	27	50	16	8·5	197	145	51
40°	65	14	9	33	8·5	148	52	100

“(7) Таким образом, очевидно, что ограничивающим фактором в необработанных почвах является не отсутствие чего-либо, а наличие чего-либо активного. Свойствами ограничивающего фактора являются:—

“(a) Это активность, а не недостаток чего-либо.

“(b) Это не бактерия.

“(c) Его тушат высокой температурой или ядами.

“(d) Его можно повторно внести в почвы, из которых он был удален, добавив немного необработанной почвы.

“(e) Развивается медленнее, чем бактерии.

“(f) Этому способствуют условия, благоприятные для трофической жизни в почве, и, в конце концов, он становится настолько активным, что бактерии становятся чрезмерно подавленными.

“Трудно представить, какой агент, кроме живого организма, может выполнять эти условия. Поэтому были предприняты поиски более крупного организма, способного уничтожать бактерии, и было обнаружено значительное количество простейших. Инфузории и амфибии уничтожаются путем частичной стерилизации. Всякий раз, когда они уничтожаются, обнаруживается, что вредный фактор выведен из строя; численность бактерий возрастает и поддерживается на высоком уровне. Всякий раз, когда вредный фактор не выводится из строя, простейшие не погибают. Из этих правил мы не нашли исключений”.

Исходя из таких предпосылок, как вышеупомянутые, Рассел и Хатчинсон основали “теорию частичной стерилизации простейших”, и в Ротамстеде было начато серьезное изучение этих почвенных организмов.

Гуди был одним из первых исследователей этого нового предмета и значительно расширил наши знания о видах, обитающих в нормальных почвах, и о химическом строении стенки цисты инфузорий. Он также провел исследования воздействия различных химических веществ на микропопуляцию почв, но не смог сделать однозначных выводов.[\[11\]](#)

Одним из первых критических замечаний, выдвинутых против теории частичной стерилизации простейших, было то, что простейшие не были обычными обитателями почвы и присутствовали лишь в небольшом количестве, все они находились в кистозном состоянии покоя. Далее считалось, что эти кисты были занесены ветром из высохших прудов и ручьев. Трудно проследить происхождение этой точки зрения, поскольку ранние наблюдатели, а именно Эренберг и Дюжарден, в 1841 году придерживались мнения, что простейшие жили в трофически активном состоянии в почве, и только в 1878 году Стейн показал, что

свободноживущие простейшие могут инцистироваться. Мартину и Левину, однако, следует приписать заслугу первого доказательства того, что почва обладает активной популяцией простейших, поскольку с помощью серии остроумных экспериментов эти наблюдатели выделили несколько жгутиковых и амфибий в трофическом состоянии из некоторых почв Ротамстеда.[18] Более поздние работы в этой стране были направлены на разработку новых количественных методов исследования, поскольку только с помощью этих средств возможно прояснить многие фундаментальные вопросы.

В Америке и других странах были разработаны эксперименты для проверки выводов Рассела и Хатчинсона. Каннингем и Лонис,[2] в Америке, Трюффо и Безссонофф,[24] во Франции, приводят доказательства в пользу теории, но большая часть американских работ противоречит ей.

Шерман[23], пожалуй, наиболее известен тем, что выступает против фагоцитарного действия простейших на почвенные бактерии, несмотря на то, что некоторые из его экспериментальных результатов, по-видимому, показывают огромное снижение численности бактерий в присутствии простейших. Однако во многих его экспериментах по инокуляции почвы не было продемонстрировано, что его активные культуры оставались живыми после внесения в почву.

Экспериментальные трудности, связанные с почвенными простейшими, значительны, и без тщательно продуманной техники исследователи могут легко сбиться с пути.

Классификация.

Животный мир делится на две основные группы или подцарства — простейшие и метозои. У последних характерной особенностью является то, что тело состоит из нескольких единиц, называемых клетками, и поэтому о таких животных часто говорят как о многоклеточных. Простейшие, с другой стороны, обычно обозначаются как одноклеточные, поскольку их тела считаются гомологичными отдельной единице или клетке тела метозоя. По разным причинам Добелл[9] и другие сделали исключение из использования термина одноклеточный, поскольку, как говорит Добелл, “Если мы рассматриваем весь организм как индивидуальную единицу, то все простейшее строго сопоставимо с целым метозооном, а не с его частью. Но тело простейшего, хотя и обладает большой сложностью строения, внутренне не дифференцировано на клетки, как тело метозоона. Следовательно, он отличается от последнего не количеством своих клеточных составляющих, а полным их отсутствием. Поэтому мы определяем подцарство простейших как группу, которая включает *всех неклеточных животных*.”

Следует отметить, что эта точка зрения не находит поддержки у многих зоологов, но она полезна для привлечения внимания к тому факту, что каждое простейшее по своим функциям сравнимо с многоклеточными животными.

Простейшие снова подразделяются на четыре основных класса:—

- I. Rhizopoda.
- II. Mastigophora.
- III. Ciliophora.
- IV. Спорозоиды.

Из вышеупомянутых классов представители каждого из первых трех обитают в почве, но до настоящего времени нет доказательств того, что какой-либо спорозоид способен вести активную жизнь в почве, хотя цисты таких организмов могут присутствовать.

Класс *RHIZOPODA* состоит из тех простейших, органами передвижения и захвата пищи которых являются *псевдоподии*, то есть временные продолжения живой протоплазмы. Тело обычно голое, то есть без какой-либо кутикулярной мембраны, хотя в некоторых формах, напр. *Amœbæ terricola*, внешний слой протоплазмы утолщен, образуя пленку. Может присутствовать скелет или панцирь.

Класс далее подразделяется на различные подклассы, только два из которых относятся к почвенным протозоологам, а именно *Amœbæ* и *Mycetozoa*, наиболее важным представителем которых является *Plasmodiophora brassicae*, которая поражает корни многих крестоцветных растений, вызывая заболевание, известное как “Пальцы рук и ног”.

The Амбы снова делятся на два отряда:—

(a) *Нуда*, без панциря или скелета;

(b) *Тестацея* с раковинами, часто называемыми *Камебами*.

Представителями “голых” amb, обычно встречающихся в почвах, являются *Неглерия* (*Dimastigamba*) *грубери*, *Amba diploidea* (имеющая два ядра) и *A. terricola*, две последние формы обладают сравнительно толстой кожурой или пленками. *Тринема энчелис*, *Диффузия констрикта* и *Chlamydomphrys stercorea* являются примерами почвенных камелий.

Класс *MASTIGOPHORA* состоит из тех простейших, типичными способами размножения которых являются жгутики, нити, похожие на кнут, которые своим постоянным хлещущим движением заставляют животное двигаться.

Тело может быть обнаженным или покрытым коркой. Единственные организмы, которые интересуют почвенного биолога, принадлежат к отряду *жгутиковых*.

Жгутиконосцы значительно различаются между собой как по способу питания, так и по количеству жгутиков, что затрудняет их классификацию и выходит за рамки данной книги. Достаточно сказать, что в почве встречаются такие организмы, обладающие одним, двумя, тремя или четырьмя жгутиками, напр. *Oicomonas termo*, *Heteromita globosus*, *Далленджерия* и *Тетрамитус спиральный*. Кроме того, их способ питания может быть *сапрофитным*, при котором пища поглощается путем диффузии через поверхность тела в виде растворимых органических веществ, *голозойным*, при котором поглощаются твердые частицы пищи, или *голофитным*, при котором пища синтезируется за счет энергии солнечного света. Об этой последней группе обычно говорят как о *фито-жгутиконосцах*, которые по сути являются одноклеточными водорослями, и как таковые будут рассмотрены в [главе VI](#).

Класс *CILIOPHORA* состоит из тех простейших, типичными органами передвижения которых являются нити или реснички. Эти организмы можно в каком-то смысле рассматривать как высшие из простейших, поскольку ни в одном другом подразделении организм не достигает такой большой сложности строения. Более того, они обычно характеризуются сложным ядерным аппаратом, в котором вегетативная и генеративная части разделены на отдельные органы, макроядерные и микроядерные. Их способ питания - *голозойский*, хотя недавно Питерс

представил доказательства того, что некоторые виды могут добывать себе пищу сапрофитным путем.

Подкласс инфузорий включает четыре отряда, все из которых представлены в почве.

I. *Голотриха*. Реснички одинаковой длины и равномерно распределены по всему телу у примитивных форм, хотя у специализированных форм ограничены особыми участками. Типичными почвенными формами являются *Colpoda cucullus*, *Colpidium colpoda*.

II. *Гетеротриха*. Имеется равномерный покров ресничек и заметная спиральная зона из более крупных ресничек, образующих вибрирующую мембрану и ведущих ко рту.

III. *Гипотриха*. Тело уплощено дорсо-вентрально, а реснички часто срослись, образуя более крупные придатки или усики, ограниченные брюшной поверхностью. Движение обычно ползучее. Типичными почвенными формами являются *Pleurotricha*, *Gastrostylis*, *Oxytricha*.

IV. *Перитрича*. Типично для малоподвижного образа жизни, и реснички редуцированы до зоны вокруг придаточной области тела. Типичной почвенной формой является *Vorticella microstomum*.

Приведенная выше классификация далека от полной, но должна быть достаточной, чтобы дать представление об общей группировке организмов. Для более подробного описания необходимо обратиться к многочисленным учебникам по простейшим.

Истории жизни.

История жизни каждого вида имеет свои характерные черты в том, что касается ядерного деления и т.д., и во многих формах, особенно у амёбае, невозможно идентифицировать их с уверенностью, если не известны основные этапы истории жизни. Однако в целом почвенные простейшие проходят через очень похожие фазы и развиваются совершенно простым способом. Вообще говоря, в истории жизни человека есть две основные фазы — период активности, который часто ошибочно называют вегетативным, и период покоя. В первом случае животное передвигается, питается и размножается, в то время как во втором вокруг тела выделяется толстая стенка, способная противостоять неблагоприятным внешним воздействиям. Это состояние называется кистозной стадией, и с его помощью животные переносятся с места на место по воздуху, воде и т.д. Действительно, цисты настолько устойчивы, что многие из них способны противостоять действию пищеварительных соков кишечника животных, через которые они проходят, чтобы отложиться с фекалиями на свежей почве.

Эта кистозная стадия жизненного цикла встречается практически у всех свободноживущих простейших, хотя формируется не во всех случаях совершенно одинаковым образом. В большинстве случаев киста является продуктом единого организма, вокруг которого образуется нежное студенистое вещество, которое вскоре затвердевает и постепенно приобретает характер стенки. О химической природе этой стенки известно мало, но Гуди,^[11] работая над кистами *Colpoda cucullus*, обнаружил, что она образована углеводом, отличным от всех ранее описанных углеводов, которому было дано название “Цитоза”. Находясь в этом состоянии, животные способны оставаться в состоянии покоя в течение значительных периодов времени, пока снова не создадутся благоприятные условия, когда стенка будет разрушена и животное

снова возобновит активную фазу своей жизнедеятельности. Этот простой процесс характерен для таких видов, как *Heteromita globosus*, *Cercomonas spp.* и многих других. Следует отметить, что никакого увеличения численности, то есть размножения, не происходит. Однако иногда встречается более сложное состояние, как, например, у инфузории *Colpoda steinii*, когда фактическое размножение в мелких животных происходит внутри кисты.

Наконец, существует менее распространенный тип образования кисты, например, у жгутиковых *Oicomonas termo*, описанный Мартином.[19] Этот жгутиконосец, как и все другие формы, размножается путем деления на две части; деление ядра инициирует процесс. Однако в определенные неопределенные периоды истории жизни происходит конъюгация между двумя похожими животными, образующими большое бифлагеллярное тело, известное как зигота. После плавания в течение различных периодов времени, в течение которых размер увеличивается и появляется большая вакуоль, зигота выделяет толстую стенку, теряет свои жгутики и превращается в кисту. Находясь в этом состоянии, два ядра гамет сливаются, образуя одно, и в конечном итоге из кисты *ойкомонады* появляется единственная.

Аналогично у *A. diploidea* цисты образуются после слияния двух особей. В молодых кистах две амбулы находятся в тесной связи, и, согласно Хартманну и Неглеру[12] внутри кисты происходит половой процесс, включающий “восстановительное” деление ядер. Это требует подтверждения, но несомненно, что только один индивидуум выходит из кист, которые первоначально содержали две эмбрионы.

Некоторые авторы называли такие кисты “репродуктивными”, что, очевидно, вводит в заблуждение, поскольку в результате этого процесса их количество не увеличивается, а, скорее, уменьшается. Возможно, лучшим термином является конъюгационная киста.

Таким образом, у почвенных простейших наблюдаются три различных способа образования цист, и неспособность провести различие неизбежно приводит к путанице.

Прежде чем оставить вопрос об истории жизни, необходимо упомянуть об одной своеобразной и характерной черте *Неглерии грубери*. Эта амфиба при определенных обстоятельствах переходит в стадию свободно плавающих бифлагеллят. Через различные периоды времени жгутики теряются, и обычное амфибидное состояние возобновляется. Какие факторы влияют на образование жгутиконосцев, неизвестно, но эффективным методом их появления является заливание покровных стекол дистиллированной водой.

Распространение почвенных простейших.

Как для бактерий, так и для водорослей были сделаны наблюдения относительно их распределения по последовательным глубинам почвы; однако в этой связи мало что можно сказать о простейших. Несомненно, что они встречаются на протяжении первых шести дюймов почвы Ротамстеда, хотя их относительная частота в последующих дюймах не была определена, но, вероятно, они наиболее распространены на 2-4 дюймах.

В этой стране не проводились эксперименты по определению того, содержатся ли в подпочве простейшие; но из почвы, взятой в стерильных условиях на глубине 4 футов и исследованной в этой лаборатории, было выращено большое количество простейших.

Однако эта почва по разным причинам не могла рассматриваться как типичный подпочва.

Kofoид регистрирует присутствие *Nægleria gruberi* в глинистых и скальных осыпях, взятых со сторон раскопок глубиной более 20 футов, но, по-видимому, не исключается возможность внешнего заражения.

Присутствие простейших не является чем-то особенным для британской почвы, поскольку они были обнаружены различными рабочими в Германии, Франции, Соединенных Штатах и других местах. Ввиду их вероятной важности в почвенном хозяйстве было начато обследование простейших видов почвы из всех частей света.

Этой работой руководит мистер Сандон, которому я обязан следующим кратким изложением его пока неопубликованного исследования.

“Большинство почвенных простейших (подобно пресноводным формам), по-видимому, довольно космополитичны, поскольку виды, встречающиеся в таких широко разделенных местностях, как Англия, Шпицберген, Африка, Вест-Индия, остров Гоф (в Южной Атлантике) и Науру (в Тихом океане), за немногими исключениями идентичны. Такое распределение указывает на способность выдерживать чрезвычайно широкий диапазон условий, поскольку одни и те же виды, встречающиеся в арктических почвах, которые большую часть года промерзают, встречаются также в почвах, подверженных воздействию прямых лучей тропического солнца. Даже песок египетской пустыни содержит простейших, хотя представляется вероятным, что в таких случаях большую часть времени они должны присутствовать только в инцистированном состоянии.

“Однако не каждый образец почвы содержит все виды, способные жить в почве, но местные условия, определяющие присутствие или отсутствие тех или иных видов, в настоящее время неизвестны. В целом количество присутствующих как видов, так и отдельных особей соответствует количеству бактерий. Следовательно, они наиболее многочисленны на богатых влажных почвах. Иногда высказываемое утверждение о том, что простейшие наиболее многочисленны в торфянистых почвах, основано исключительно на количестве раковин ризопод, обнаруженных в таких местах; но поскольку большинство этих раковин пустые, их обилие, вероятно, объясняется просто медленностью, с которой они распадаются в этих почвах, где бактериальная активность низкая, они не указывают на большую активность протозойных. Активные простейшие встречаются даже в чрезвычайно кислых почвах, но их численность в таких случаях невелика. Обычные почвенные простейшие, по-видимому, столь же терпимы к различиям в кислотности почвы, как и к различиям в климате, поскольку многие из тех же форм, которые встречаются в кислых почвах, встречаются также в почвах, содержащих высокий процент мела. Возможно, что некоторые из менее распространенных видов могут быть ограничены более близкими пределами внешних условий, но имеющейся информации на этот счет недостаточно. Однако все виды, которые в почвах Ротамстеда встречаются в наибольшем количестве (например, *Oicomonas termo*, *Heteromita spp.*, *Cercomonas crassicauda*, *Nægleria gruberi*, *Colpoda cucullus*, *C. steinii*), встречаются практически на каждой почве, способной поддерживать растительность, хотя, конечно, в очень разном количестве”.

Следовательно, очевидно, что простейшие должны рассматриваться как составляющие часть нормальной микроорганической популяции почв и как таковые, вероятно, играют важную роль. К сожалению, наши знания о физиологии этих организмов крайне скудны, и большая часть

будущих исследований должна быть направлена на выяснение их функций и реакций на различные условия окружающей среды.

ГЛАВА V. ПРОСТЕЙШИЕ ПОЧВЫ, II.

В предыдущей [главе](#) был дан общий обзор развития изучения почвенных простейших с особым упором на его качественные аспекты.

Здесь предлагается рассмотреть количественные методы, которые были разработаны для изучения этих организмов, и полученные результаты.

С самого начала возникли большие трудности с поиском средств для подсчета простейших; и большинство ранних результатов было получено с использованием одного из следующих методов: (1) прямой подсчет в известном объеме почвенной суспензии с помощью микроскопа; (2) метод разведения, используемый для подсчета бактерий и предложенный Раном, который производил разведения почвы и определял путем периодического исследования уровень, выше которого простейшие не росли; (3) Посев на агар, используемый компанией Killer; (4) подсчет на стандартную петлю суспензии, разработанную автор: Мюллер. Из них два последних использовались мало и по разным причинам в настоящее время отброшены большинством работников. Прямые методы широко использовались в Соединенных Штатах Кохом[13] и другими,[16] которые утверждают, что получили удовлетворительные результаты; однако они крайне неточны и должны быть прекращены. Автор настоящего исследования[3] показал, что существует взаимосвязь поверхностной энергии между частицами почвы и простейшими, так что они всегда находятся в тесном контакте; таким образом, становится невозможным подсчитать под микроскопом количество организмов в почвенной суспензии заданного веса ([рис. 9](#)). Кроме того, в глинистой почве, такой, как в Ротамстеде, сами по себе частицы глины очень затрудняют использование таких методов.

Демонстрация этого соотношения поверхностной энергии дает эффективный ответ на критику, выдвинутую против гипотезы Рассела и Хатчинсона, а именно, что почвенных простейших должно быть очень мало, поскольку их невозможно было увидеть при исследовании почвы под микроскопом.

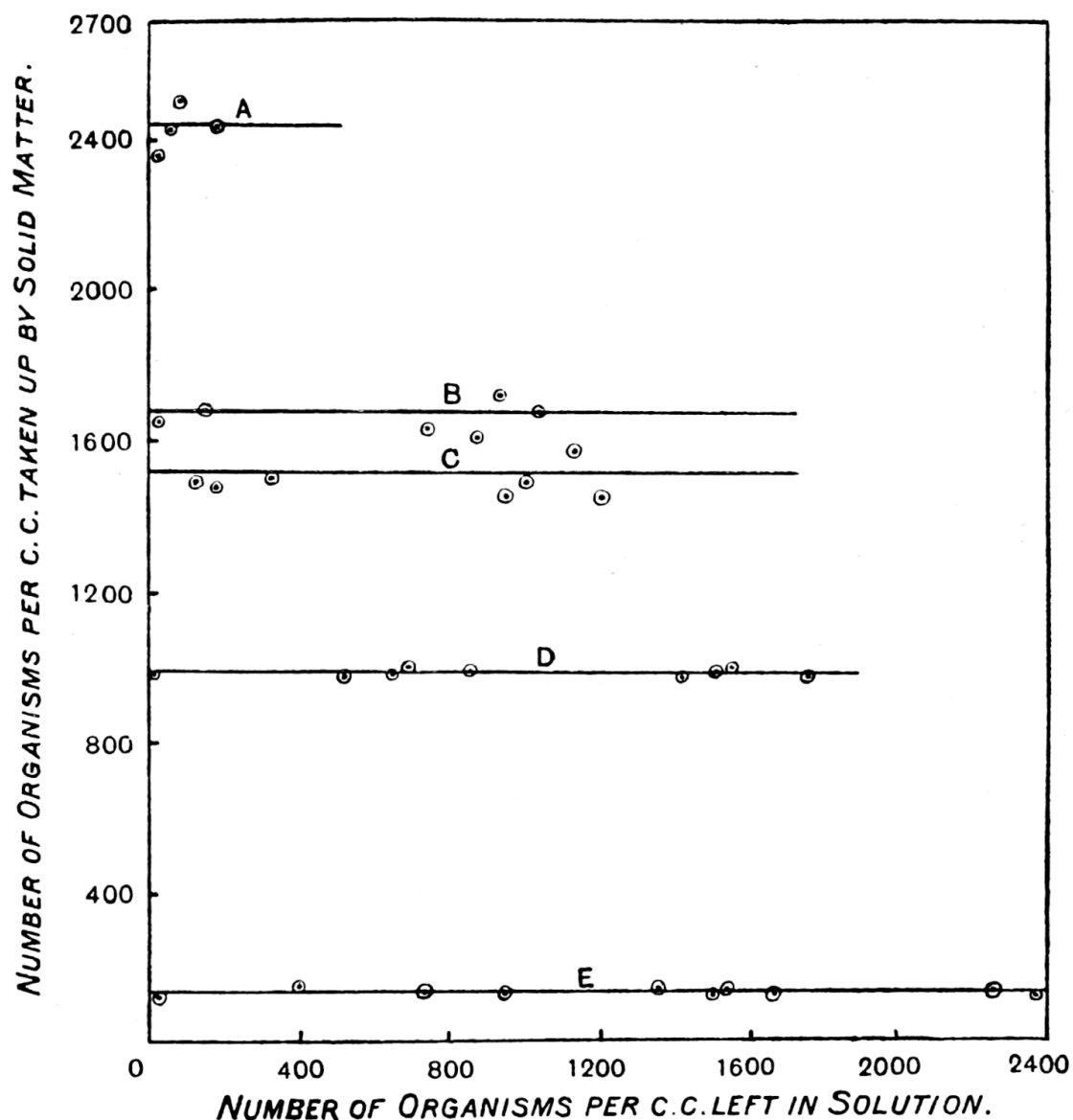


Рис. 9.— Показано количество амфибий и жгутиконосцев, извлеченных из суспензий различной крепости различными типами твердых веществ. А = глина: В = частично стерилизованный грунт: С = воспламененный грунт: D = мелкий песок: Е = отработанный песок. Поскольку полное удаление происходит, когда количество добавленных организмов меньше вместимости твердого вещества, первая часть каждой из приведенных выше кривых совпадает с ординатой. Количество организмов указано в тысячах. (Из журнала. Сельскохозяйственный. Соч., том ix.)

Ось X: Количество организмов на единицу объема, оставшихся в растворе.

Ось Y: Количество организмов на единицу с.с., поглощаемых твердым веществом.

Таким образом, наиболее широко разработан второй метод, или метод разбавления.

Таким образом Каннингем получил согласующиеся результаты, и его метод, модифицированный Л. М. Крампом, заключался в следующем: 10 граммов почвы добавляли в 125°с стерильной водопроводной воды и встряхивали в течение трех минут. Это дает разведение 1 к 12·5. На основе этого производились дальнейшие разведения до получения достаточно высокого. Чашки Петри, содержащие питательный агар, инокулировали по 1 ч.л. каждого из разведений и инкубировали. С интервалом в 28 дней планшеты исследовали и регистрировали наличие или отсутствие простейших на каждом. Таким образом можно было определить приблизительное количество организмов на грамм почвы.

Методами, по существу аналогичными этому, были проведены многочисленные подсчеты бактерий и простейших в полевой почве и в частично стерилизованных почвах. Однако они были неубедительными; так, с одной стороны, Гуди и несколько американских наблюдателей не обнаружили корреляции между численностью простейших и бактерий, в то время как мисс Крамп и Каннингем получили доказательства, указывающие на обратный вывод.

Такое расхождение во мнениях, вероятно, было вызвано, главным образом, двумя причинами: во-первых, тем, что время, прошедшее между последовательными подсчетами, было слишком большим, поскольку недавно было показано, что количество бактерий и простейших колеблется очень быстро; и, во-вторых, метод был не совсем удовлетворительным, поскольку учитывалось только общее количество простейших, и не было найдено средств дифференцировать кистозную и активную формы. Это было особенно серьезным источником ошибки, поскольку в почве могло содержаться большое количество бактерий и простейших, из которых высокий процент последних находится в форме кист. Подсчет, проведенный на такой почве, дал бы результаты, явно противоречащие теории о том, что простейшие действуют как угнетатели бактерий.

Однако эта трудность была преодолена путем дальнейшей модификации метода разбавления, и теперь в любом образце почвы можно подсчитать как количество кист, так и активных форм. Кроме того, дальнейшее развитие техники позволило распознавать и перечислять распространенные виды простейших, вместо того чтобы просто группировать их как инфузорий, жгутиконосцев и амфибий, как это делалось в прошлом.^[7]

Вкратце, метод заключается в разделении образца почвы на равные части (обычно по 10 граммов каждая), одну из которых подсчитывают, таким образом получая общее количество присутствующих простейших (активных + кистозных). Вторую порцию обрабатывают в течение ночи 2-процентным раствором. соляной кислоты, при этом используется HCl в чистом виде 31·8%. Предыдущие эксперименты показали, что такая кислота убивает всех активных простейших, оставляя жизнеспособными цисты. Таким образом, количество кист определяется путем подсчета этого обработанного образца, и полученное число, вычитаемое из общего количества, дает активное количество.^[F]

^[F] Доказательство точности этого метода можно найти в следующих статьях:—

(1) Катлер, Д. У. (1920), Журн. Сельскохозяйственные науки., т. х., 136-143.

(2) Катлер Д. У. и Крамп Л. М. (1920), Энн. Приложение. Биол., том vii., 11-24.

Открытие этого метода сразу же дает в руки исследователя гораздо более эффективный инструмент для изучения активности почвенной микропопуляции, тем более что несколько позже был разработан метод Торнтон для подсчета бактерий.

В начале 1920 года Катлер и Крамп[6] решили провести предварительное исследование популяций простейших и бактерий в одной из почв Ротамстед филд (участок Бродбалк-данджед). Исследование продолжалось в течение 28 дней, ежедневно отбирались пробы почвы. Полученные таким образом результаты показали, что расширенное исследование микропопуляции полевой почвы дало бы интересные и важные результаты, тем более что было очевидно, что определенные взгляды почвенных биологов требуют модификации.

Поэтому в июле того же года было решено начать расширенное исследование почвенных простейших и бактерий. Принятый метод заключался в подсчете количества бактерий и шести[Г] видов простейших в образцах почвы, ежедневно отбираемых непосредственно с поля (затопленный участок Барнфилда), и с помощью статистических методов сопоставлении этих показателей друг с другом и с данными по внешним условиям. Наблюдения за более короткие периоды, чем 24 часа, провести не удалось, но было признано возможным продолжать исследования в течение 365 дней.[7]

[G] Фактический подсчет был произведен по шести видам, хотя, как указано на стр. 10, наблюдения проводились по семнадцати.

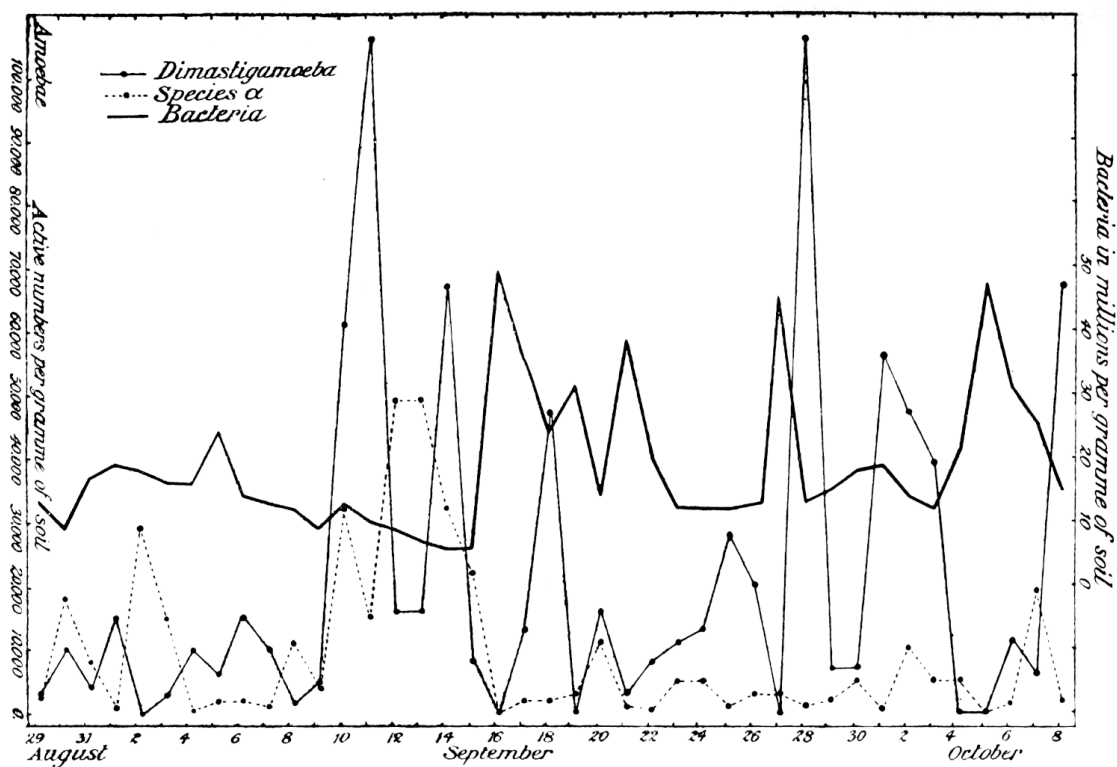


Рис. 10. Суточное количество активных амб (Димастигамба и разновидности α) и бактерий в 1 грамме полевой почвы с 29 августа по 8 октября 1920 г. (Из Фил. Пер. Roy. Soc., том. ссxi.)

По оси X: август Сентябрь Октябрь

Ось Y (слева): количество активных амеб на грамм почвы

Ось Y (справа): Количество бактерий в миллионах на грамм почвы

Условные обозначения:

Бактерии

вида α -Димастигамебы

Численность всех организмов демонстрировала большие колебания двух видов: суточные и сезонные. Масштаб изменений, произошедших за столь короткий период, как 24 часа, был, пожалуй, самым удивительным фактом, выявленным в ходе эксперимента. Таким образом, три последовательных образца дали $58 \cdot 0$, $14 \cdot 25$ и $26 \cdot 25$ миллионов бактерий на грамм соответственно; и изменения, демонстрируемые любым из видов простейших, были временами еще больше. Этот факт имеет чрезвычайное значение, поскольку в прошлом всегда предполагалось, что количество бактерий оставалось довольно постоянным изо дня в день, и исследователи без колебаний разделяли отбор проб почвы на длительные периоды. Теперь очевидно, что такая процедура малопригодна для сравнительных целей (рис. 10).

Обычно предполагалось, что изменения внешних условий заметно влияют на плотность заселения почвы. Чтобы проверить это, были исследованы условия окружающей среды — температура, влажность и количество осадков; но вопреки всем ожиданиям не удалось проследить никакой связи ни между одним из них и ежедневными изменениями численности любого из исследованных организмов, и, более того, оказалось, что виды простейших в основном живут независимо друг от друга.

Трудно поверить, что внешние условия настолько неэффективны, как кажется из вышесказанного; и ввиду известной сложности почвы, возможно, дальнейшие исследования покажут, что определенные комбинации внешних условий являются важными факторами, влияющими на изменения.

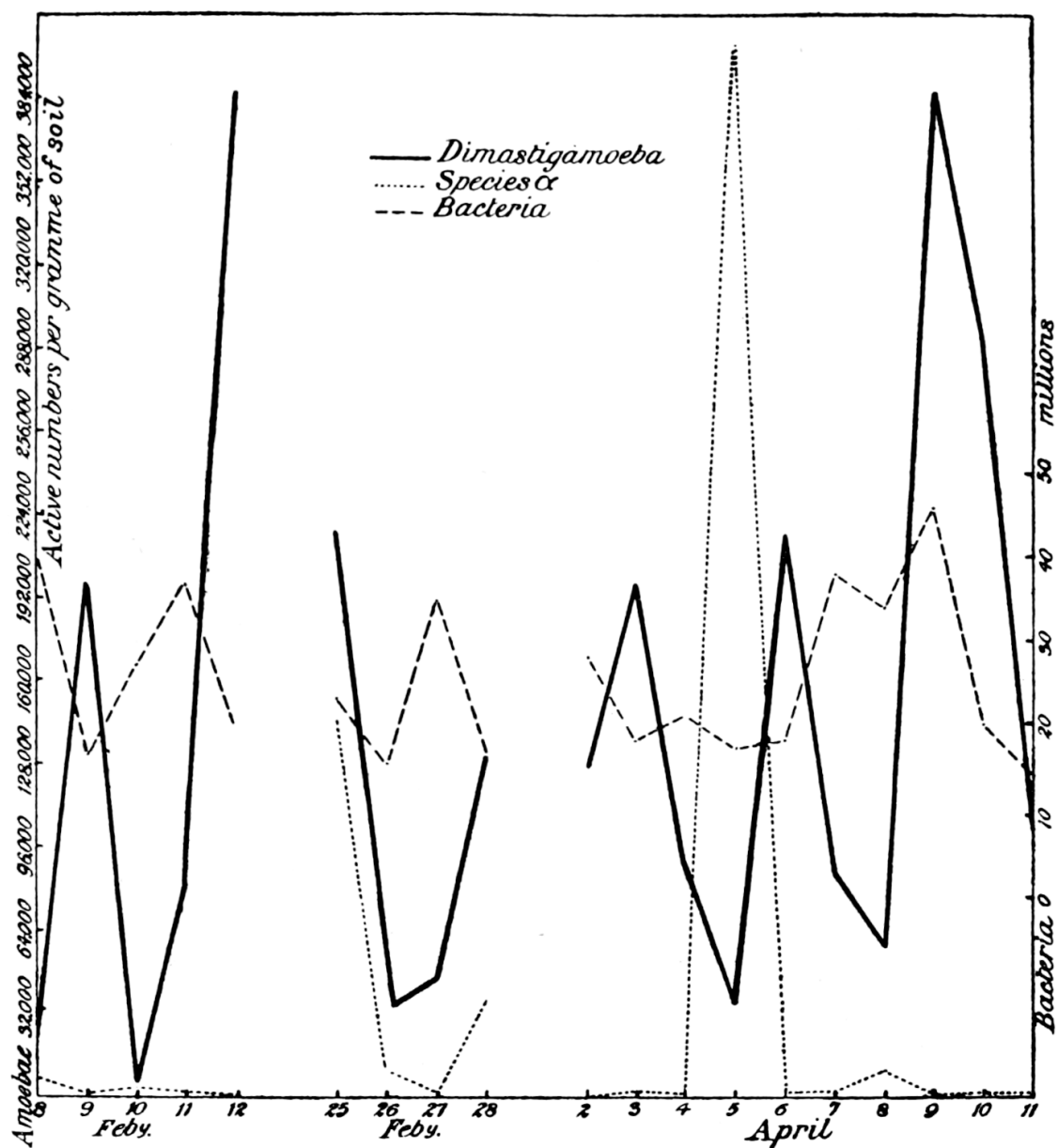


Рис. 11. Количество активных амб (Димастигамба и разновидности α) и бактерий в 1 грамме полевой почвы за типичные периоды февраля и апреля 1921 г. (Из Фил. Пер. Roy. Soc., том. cxxi.)

Ось X: февраль. Февраль. Апрель

Ось Y (слева): количество активных амб на грамм почвы

Ось Y (справа): Миллионы бактерий

Условные обозначения:

Бактерии

вида α-Димастигамебы

Однако в случае с бактериями агентом, вызывающим колебания, в основном являются активные бактерии. Это было хорошо показано в ходе годового подсчета, всего за 14 процентов. из исключений - 10 процентов. что может быть объяснено тем, что из-за быстрого выделения или инцистации была установлена определенная обратная зависимость между количеством активных аминокислот и количеством бактерий (фиг. 11 и 12). Таким образом, рост популяции бактерий от одного дня к другому коррелировал с падением численности бактерий, и наоборот. Не следует полагать, что жгутиконосцы не играют никакой роли в этом процессе; некоторые виды, которые, как известно, питаются бактериями, несомненно, вызывают легкое угнетение, но, из-за их небольшого размера, любой эффект маскируется более крупной амбой.

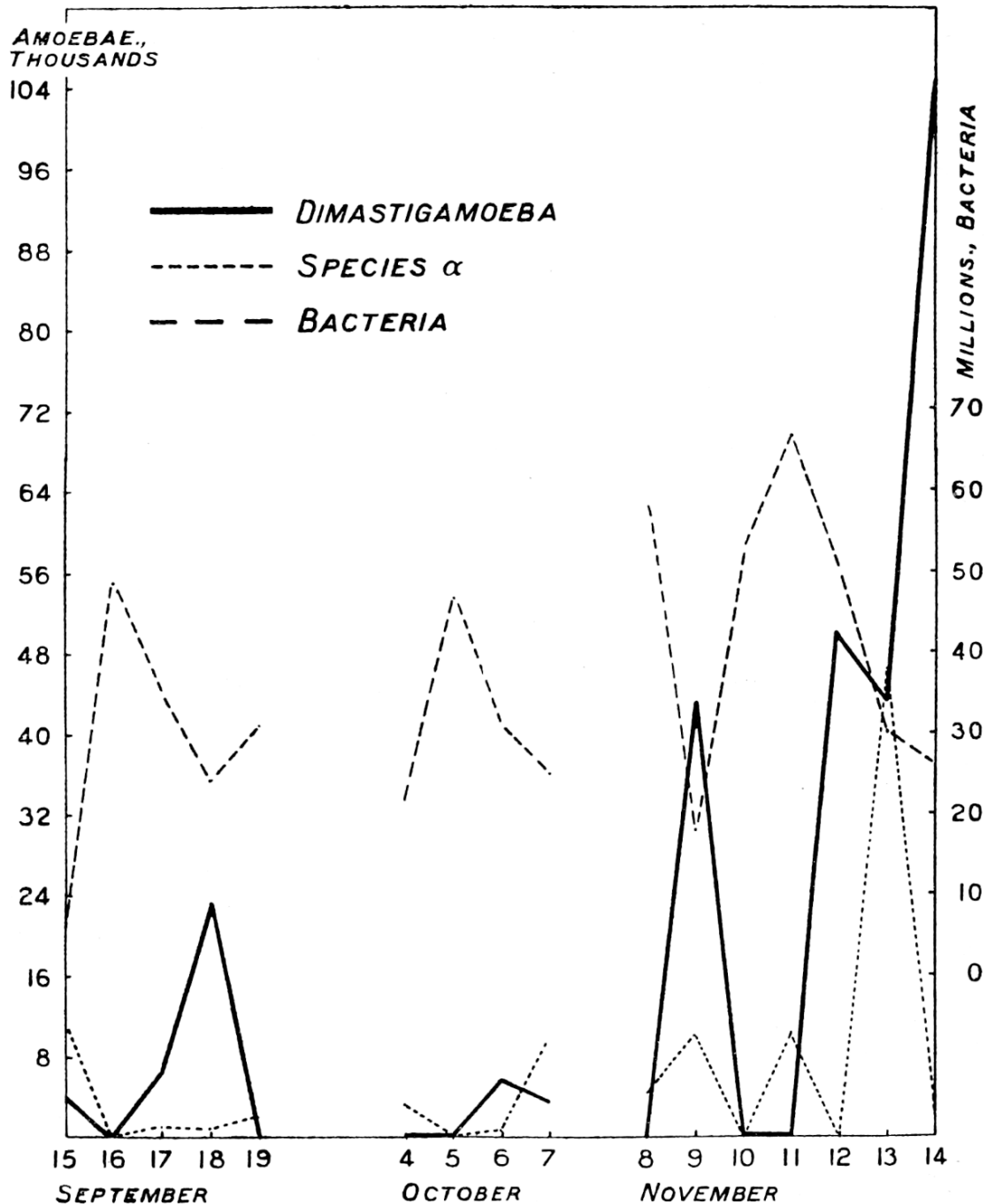


Рис. 12. Количество активных amb (Димастигамба и разновидности α) и бактерий в 1 грамме полевой почвы за типичные периоды в сентябре, октябре и ноябре 1920 г.

По оси X: август Сентябрь Октябрь

Ось Y (слева): Амебы, тысячи

Ось Y (справа): Миллионы бактерий

Условные обозначения:

Бактерии

вида α-Димастигамебы

Эти эксперименты, по-видимому, не оставляют сомнений в том, что в полевой почве активные простейшие играют важную роль в снижении, ниже уровня, которого они могли бы достичь в противном случае, численности бактерий; но дальнейшее доказательство этого утверждения должно быть получено с помощью экспериментов по прививке. Должна быть возможность путем инокуляции стерильной почвы только бактериями или бактериями плюс простейшие продемонстрировать колебания численности бактерий во последних, в то время как у первых численность бактерий оставалась постоянной. Этот, по общему признанию, решающий тест часто пытались провести, но из-за трудностей в технике и т.д. Он всегда заканчивался неудачей. Однако недавно с помощью новых методов были получены подтверждающие результаты.[5]

Обычную полевую почву стерилизовали нагреванием при 100°C в течение 1 часа в течение четырех последовательных дней; затем ее разделили на равные части, одну из которых инокулировали тремя известными видами бактерий, а другую инокулировали таким же количеством бактерий плюс цистами обыкновенной почвенной амбы *Nægleria gruberi*. Количество бактерий в каждой почве подсчитывали ежедневно в течение первых восьми дней, а затем ежедневно с 15-го по 21-й день после начала эксперимента. Результаты приведены в таблице VII. и рис. 13.

ТАБЛИЦА VII.

Количество дней после прививки.	Контроль (только бактерии).	Контрольные бактерии + Amb.
0	13·0	12·2
1	48·6	35·4
2	97·6	117·2
3	127·0	178·4
4	154·8	154·4
5	196·8	177·0
6	214·4	151·8

7	193.4	75.6
8	165.2	65.8
15	169.2	72.8
16	174.8	30.2
17	175.6	53.2
18	168.4	82.8
19	160.4	43.8
20	171.2	70.8
21	176.2	28.2

Численность бактерий указана в
миллионах на грамм почвы.

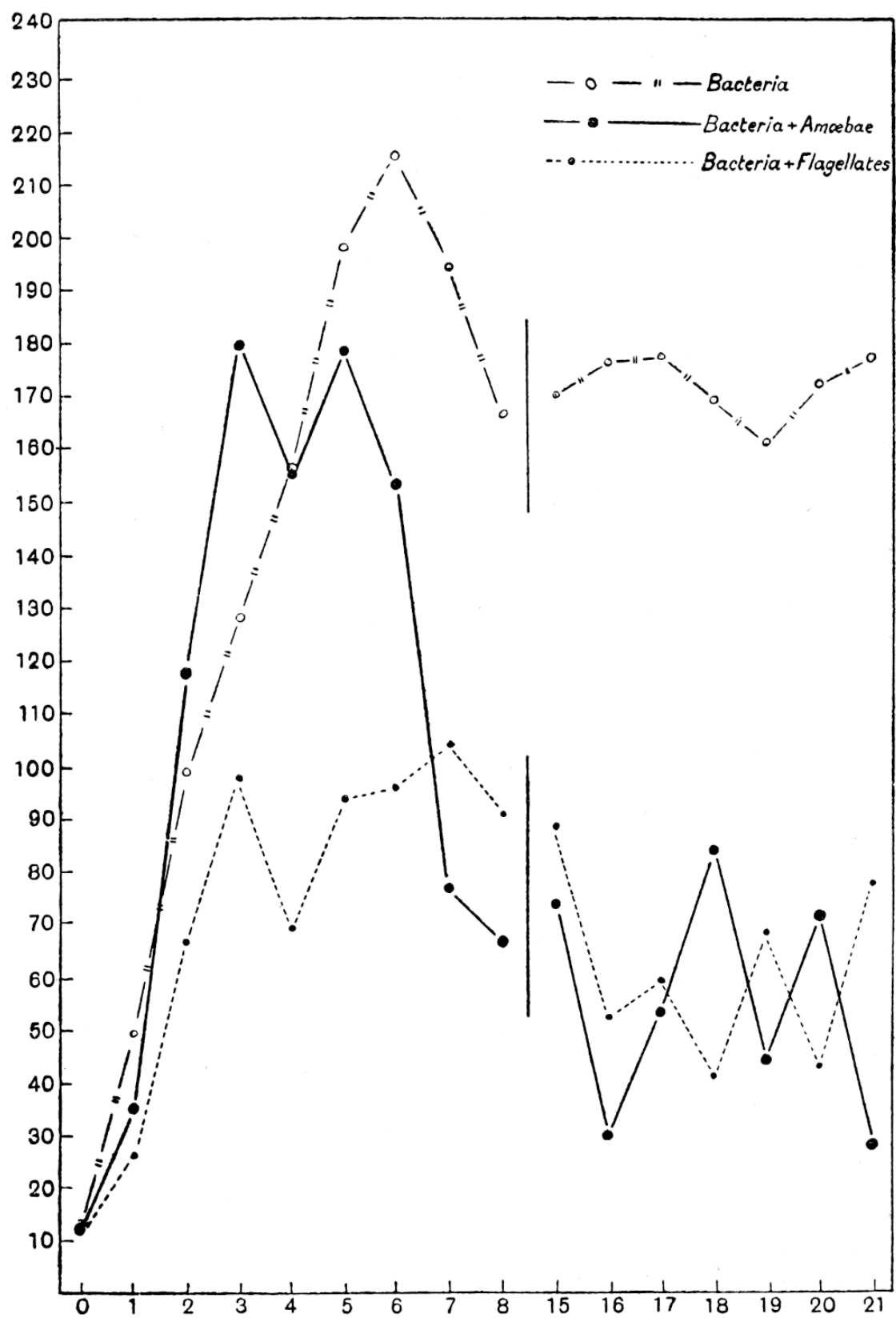


Рис. 13. Количество бактерий, подсчитываемое ежедневно в почвах, содержащих

- A. Только бактерии.
- B. Те же бактерии, что и у A + *Amoeba*.
- C. Те же бактерии, что и у A + жгутиконосцев.

(Из Энн. Приложение. Биол., т. х.)

Следует отметить, что количество бактерий в каждой почве неуклонно росло, пока не было достигнуто максимальное значение через 6-8 дней после инокуляции. Это соответствует ожиданиям, поскольку скорость размножения бактерий намного выше, чем у *amb*, которые, пока их активные формы не станут многочисленными, не будут оказывать сколько-нибудь заметного влияния на популяцию бактерий. Кроме того, поскольку простейшие были инокулированы в виде цист, должно было пройти значительное время, прежде чем произойдет эксистолия. Особый интерес представляют последние семь дней эксперимента. В течение этого периода было известно, что *амбы* активны в почве и снижали численность бактерий, поскольку в контрольной почве (без простейших) изменение численности было в пределах экспериментальной погрешности, в то время как в другой почве изменения были значительными и значительно превышали экспериментальную погрешность. Фактически, вариации были сопоставимы с теми, которые изо дня в день обнаруживались на необработанных полевых почвах. Наконец, эксперимент показывает, что бактерии в почве, свободной от простейших, способны поддерживать высокую численность в течение более длительного периода, чем те, которые живут совместно с простейшими.

Сезонные изменения.

На суточные колебания численности накладываются сезонные изменения, как это ясно показано, когда для каждого вида составлены средние значения за четырнадцать дней. Давно известно, что бактерии демонстрируют осенний и весенний подъем численности, но недавние исследования показали, что популяция простейших также достигает максимума в конце ноября, при менее заметном весеннем подъеме в конце марта и начале апреля (фиг. 14 и 15).

Иногда утверждалось, что численность почвенных организмов тесно связана с влажностью почвы, но в ходе эксперимента не было найдено никаких подтверждений этой точке зрения. Точно так же, как и в случае с суточными колебаниями, не удалось проследить никакой связи между сезонными изменениями и какими-либо рассматриваемыми внешними условиями.

Однако интересно отметить, что сезонные колебания численности почвенных организмов очень похожи на те, которые зарегистрированы для многих водных организмов. Мисс Делф,[8] например,, обнаружила, что в прудах Хэмпстеда водоросли наиболее многочисленны весной и снова осенью, и аналогичные изменения зафиксированы в британских озерах Уэстом и Вестом[25] и в реке Иллинойс Кофойдом.[14]

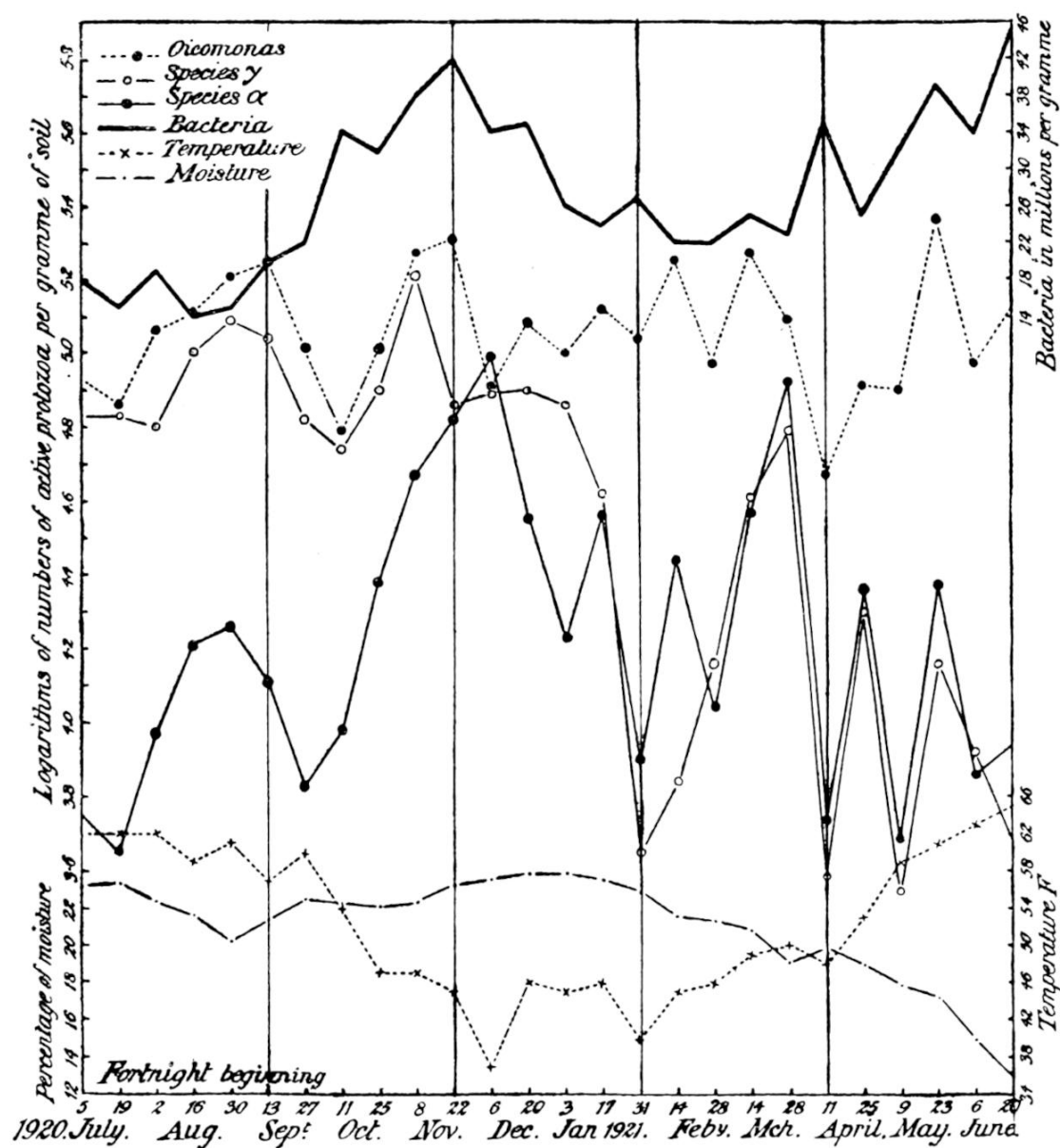


Рис. 14. Средние значения общей численности *Oicomonas*, видов γ и α за две недели, а также бактерий, влажности и температуры. (Из Фил. Перевод. Roy. Соч., том. ссxi.)

Ось X: Две недели, начало 1920 года. Июль. Август. Сентябрь^{по}. Октябрь. ноябрь. декабрь. Январь 1921 года. Февраль^{года}. Начало апреля. Май. Июнь.

Ось Y (внизу слева): Процент влажности

Ось Y (вверху слева): Логарифмы количества активных простейших на грамм почвы

Ось Y (внизу справа): Температура F

Ось Y (вверху справа): Количество бактерий в миллионах на грамм

Условные обозначения:

Вид γ
бактерий

Temperature
, Влажность

Трудно удержаться от вывода, что эти ежегодные колебания вызваны сходными причинами, из чего следует, что увеличение численности простейших в почве не полностью обусловлено увеличением запасов пищи — бактерий, — поскольку водоросли не зависят от такой формы питания. Это подтверждается тем фактом, что численность простейших, за исключением *Oicomonas*, возросла в марте, тогда как соответствующий рост численности бактерий был отложен до начала апреля.

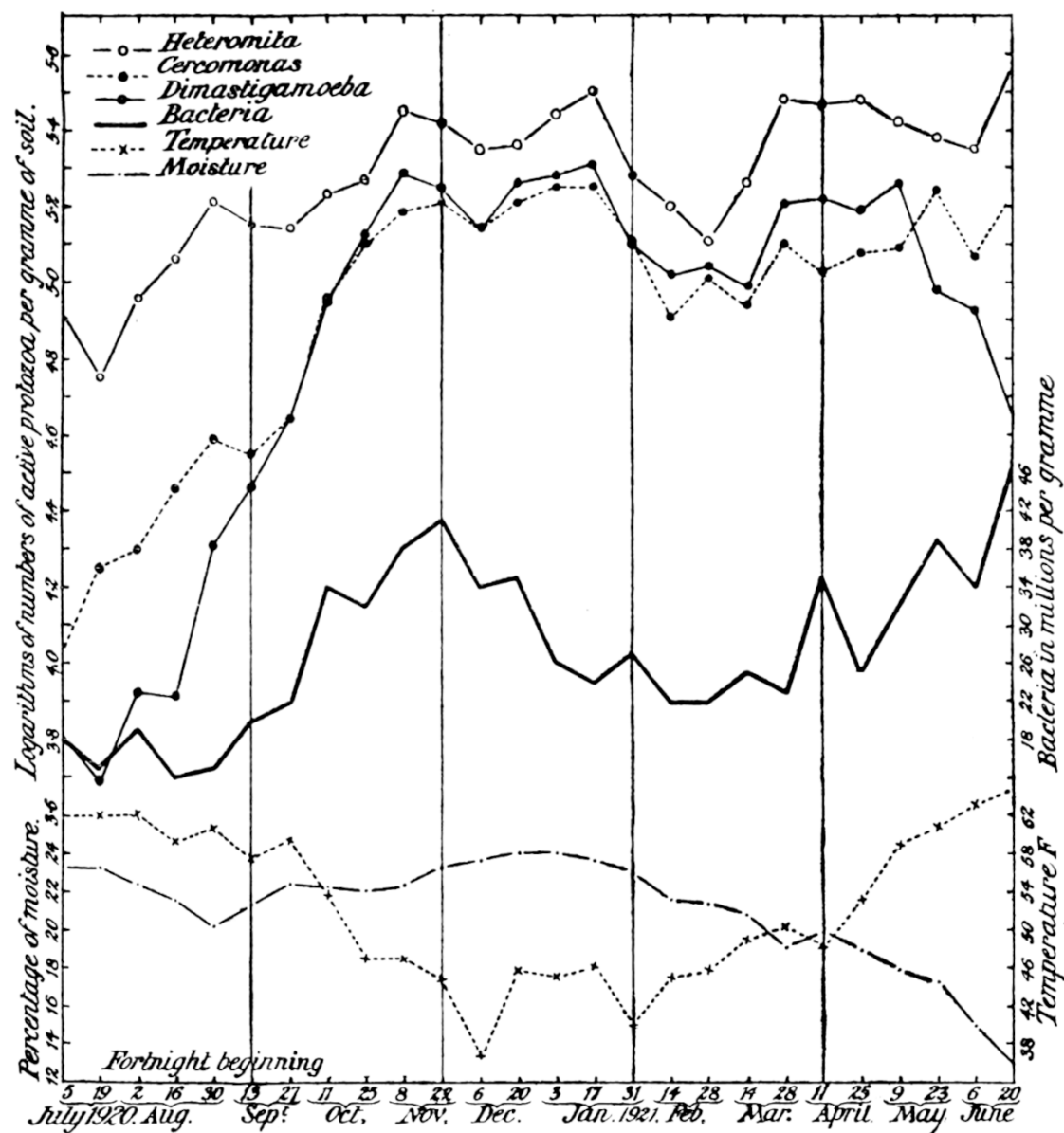


Рис. 15. Средние значения общей численности *Heteromita*, *Cercomonas* и *Dimastigamb* за две недели, а также бактерий, влажности и температуры. (Из Фил. Пер. Roy. Soc., том. ссxi.)

	Максимальный срок.			Минимальный период.		
	Количество на грамм.	Вес в граммах за грамм.	Вес в тоннах на акр.	Количество на грамм.	Вес в граммах за грамм.	Вес в тоннах на гектар.
Жгутиконосцы	770,000	0.000087	0.087	350,000	0.000039	0.039
Amoebæ	280,000	0.000147	0.147	150,000	0.000078	0.078
Бактерий	40,000,000	0.000020	0.02	22,500,000	0.000012	0.012

Следует помнить, что приведенные выше цифры являются минимальными, поскольку многие виды бактерий и простейших, которые, как известно, встречаются в почве, не включены в отчет из-за их отсутствия на носителях, используемых для целей подсчета.

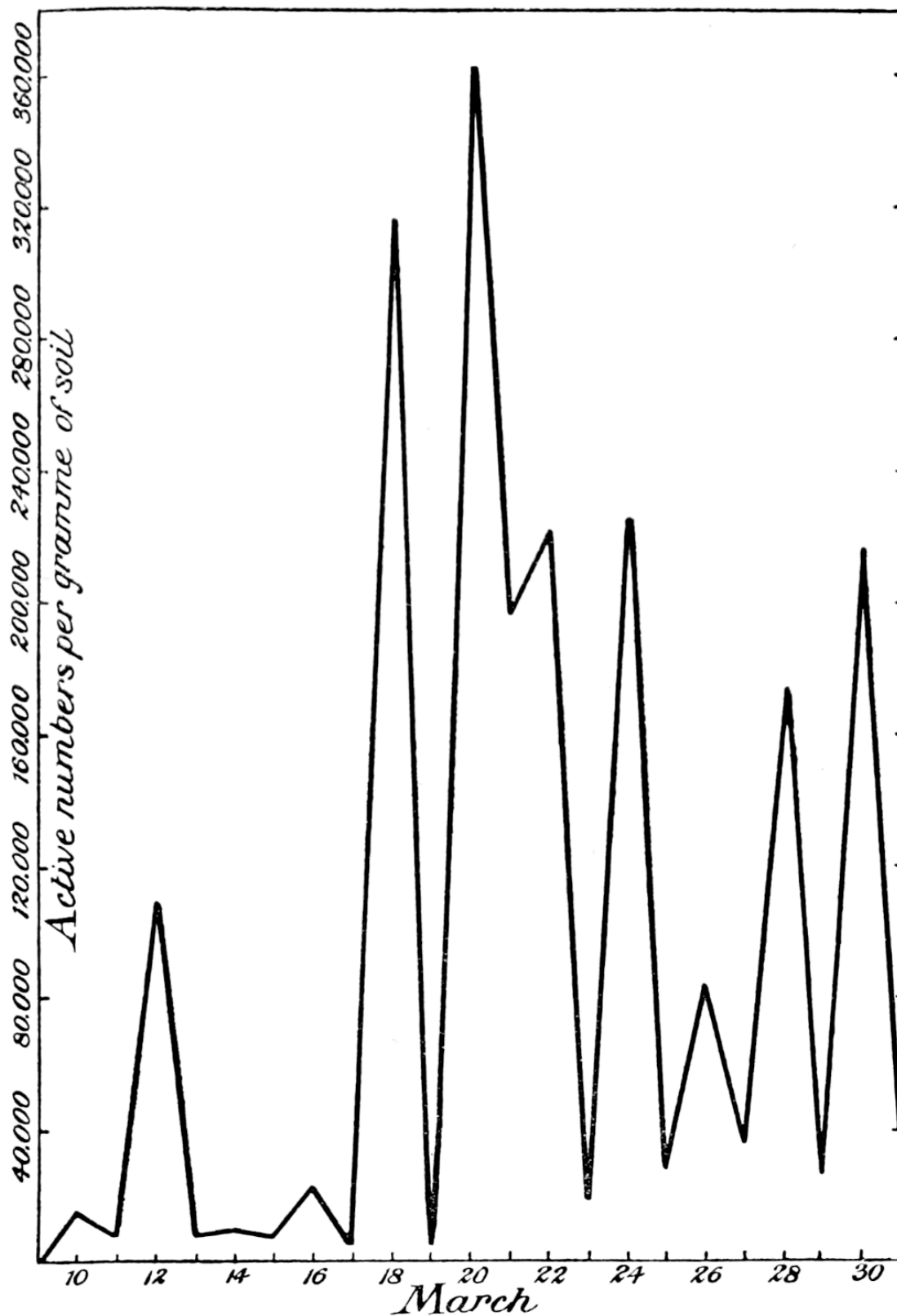


Рис. 16. Суточные колебания численности активных особей вида жгутиковых, *Oicomonas termo* (Ehrenb.) в марте 1921 г. (Из Фил. Пер. Roy. Soc., том. cxxi.)

Ось X: Марш

Ось Y: количество активных веществ на грамм почвы

Прежде чем закончить обсуждение суточных изменений численности простейших, необходимо упомянуть о видах жгутиконосых. Как уже упоминалось, их активная численность быстро колеблется и по большей части совершенно нерегулярно. Однако один вид, *Oicomonas termo*, характеризуется периодической сменой численности; высокая активность в один день сменяется низкой, за которой на третий день снова следует высокая. Этот ритм поддерживался, за некоторыми исключениями, в течение 365 дней (рис. 16), и было показано, что он имеет место в искусственной культуре, хранящейся в контролируемых лабораторных условиях (рис. 17).

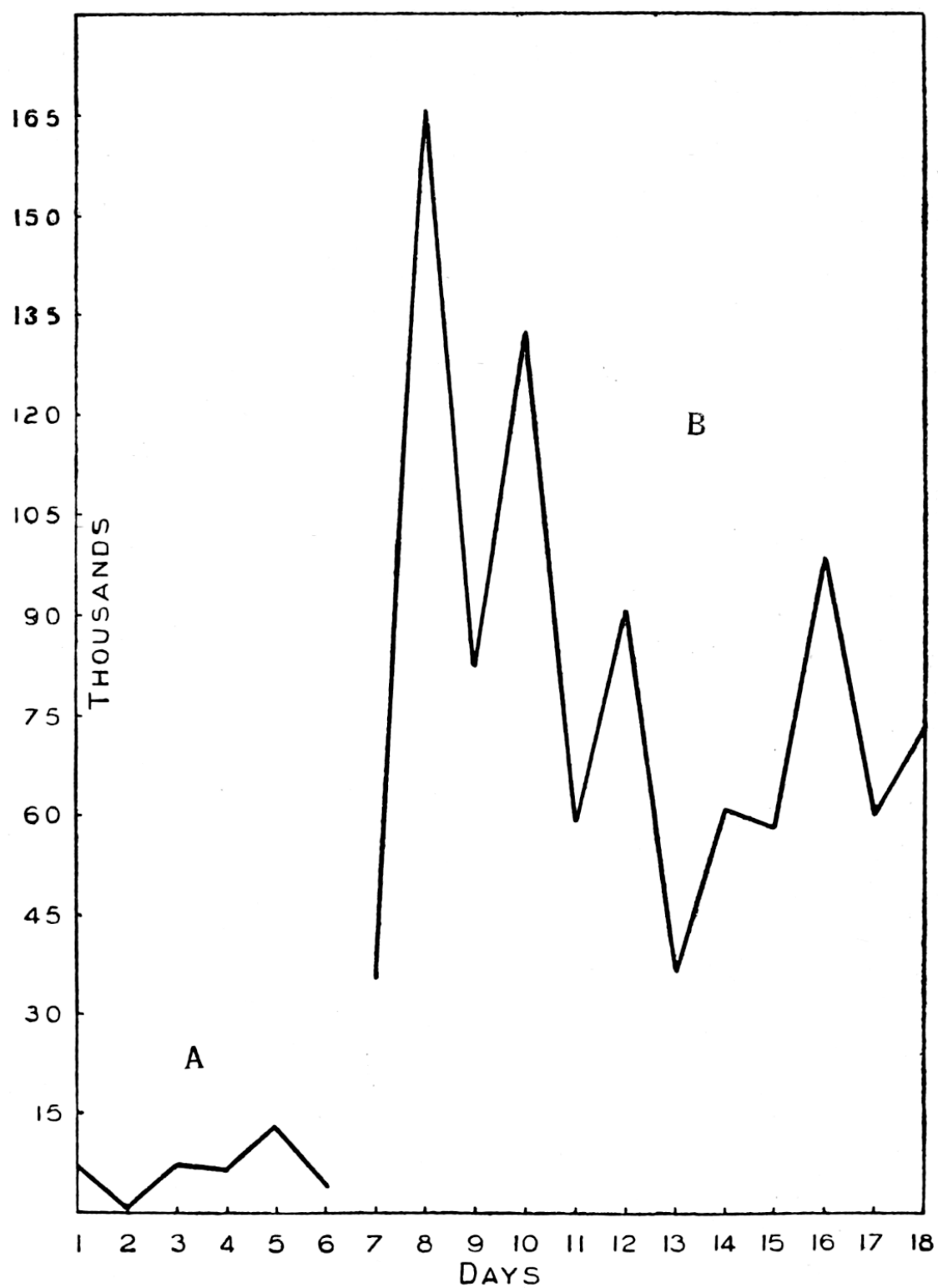


Рис. 17. Суточные колебания численности активных особей *Oicomonas termo* (Ehrenb.) в искусственных питательных средах, хранящихся при постоянной температуре 20°C. А — в настое сена; Б - в яичном белке.

ОсьХ: Дни

По оси Y: Тысячи

Считалось, что объяснение этого явления можно найти в чередовании эксист- и инцистации, поскольку последняя является составной частью истории жизни животных (см. [стр. 73](#)). Это, однако, неверно, поскольку кривая кисты не является обратной кривой активной; и, более того, статистическая обработка показала, что образование кисты носит совершенно непериодический характер.

Следовательно, объяснение следует искать в изменениях, происходящих в организмах в течение активного периода их жизни, и можно сделать вывод, что за увеличением активной численности обычно следует смерть, конъюгация или и то, и другое, в то время как за уменьшением активной численности следует увеличение общей численности, т. е. размножение, и это ритмично.

Этот несколько неожиданный вывод, по-видимому, справедлив, в меньшей степени, для других почвенных простейших, и имеет достаточное значение, чтобы потребовать дальнейших исследований. Направление, в котором эта работа ведется, заключается в изучении скорости размножения чистых культур определенных инфузорий и жгутиконосцев при различных внешних условиях. Пространство не позволяет адекватно обсудить эту проблему, но уже полученные результаты подтверждают мнение о том, что подобные направления работы прояснят некоторые из сложных проблем почвенной микробиологии.

Реакция почвы.

Развитие индустрии искусственных удобрений во многих отношениях произвело революцию в практике ведения сельского хозяйства, что неизбежно привело к возникновению новых проблем, не последняя из которых носит биологический характер.

Если, как кажется несомненным, почвенные микроорганизмы имеют важное значение для плодородия почвы, нам необходимо знать, каким образом внесение удобрений влияет на эту популяцию, и начало положено с изучения влияния концентрации ионов водорода на почвенные простейшие. По этому вопросу уже много написано, но почти полностью о результатах, полученных в искусственных культурах. Всегда опасно переходить от искусственной среды обитания организмов к естественной, и особенно это касается почвы. Кроме того, как показал Коллетт, токсическое действие кислот, вероятно, зависит не только от концентрации ионов водорода, но и от того, что молекулы определенных кислот сами по себе токсичны, действие, которое, однако, может быть уменьшено антагонистическими свойствами многих веществ, таких как NaCl.

В этой лаборатории С. М. Насир в неопубликованной работе показал, что предельное значение кислотности для *Colpoda cucullus* составляло P_H 3.3; для жгутиконосца (*Heteromita globosus*) 3.5; и для амбы (*Nægleria gruberi*) 3.9.

Также мадемуазель . Перей, исследуя численность простейших на одном из пастбищных участков Ротамстеда в районе P_H 3.65, обнаружил в общей сложности 13 600 простейших, из которых 90 процентов. были активны.

Следовательно, устойчивость этих организмов к изменяющимся внешним условиям выше, чем предполагалось ранее, и этот вывод становится все более очевидным из исследований, упомянутых в [главе IV](#). на почвах из разных частей света.

Простейшие и азотный цикл.

В частично стерилизованной почве, в которой отсутствовали простейшие, Рассел и Хатчинсон получили повышенное производство аммиака, результат, также полученный Каннингемом. Хилл, с другой стороны, пришел к выводу, что простейшие не влияют на аммонификацию, но его метод открыт для критики.

Работа Липмана, Блэра, Оуэна и Маклина[17] содержит множество цифр, полученных путем добавления в почву высушенной крови, емкостей, растворимой кровяной муки, муки из семян хлопка, муки из соевых бобов, пшеничной муки, кукурузной муки и т.д. Трудно понять, насколько точных результатов можно ожидать, когда к уже малоизученному сложному веществу, такому как почва, добавляется ряд веществ, действие которых практически неизвестно.

Свободная фиксация азота в почвах является важным процессом, особенно на почвах легкой песчаной природы, с которых год за годом снимают урожай без какого-либо внесения навоза. Влиянию простейших на организмы, вызывающие этот процесс, в прошлом уделялось мало внимания. Однако недавно Насир[20] изучил влияние простейших на *Azotobacter*, как в искусственной культуре, так и в песке. Из 36 экспериментов, проведенных в двух или трех экземплярах, 31 показал значительное увеличение азотфиксации по сравнению с контролем, в то время как только 5 дали отрицательные результаты.

Reference :-

C represents CILIATES.

A -do- AMOEBAE.

F -do- FLAGELLATES.

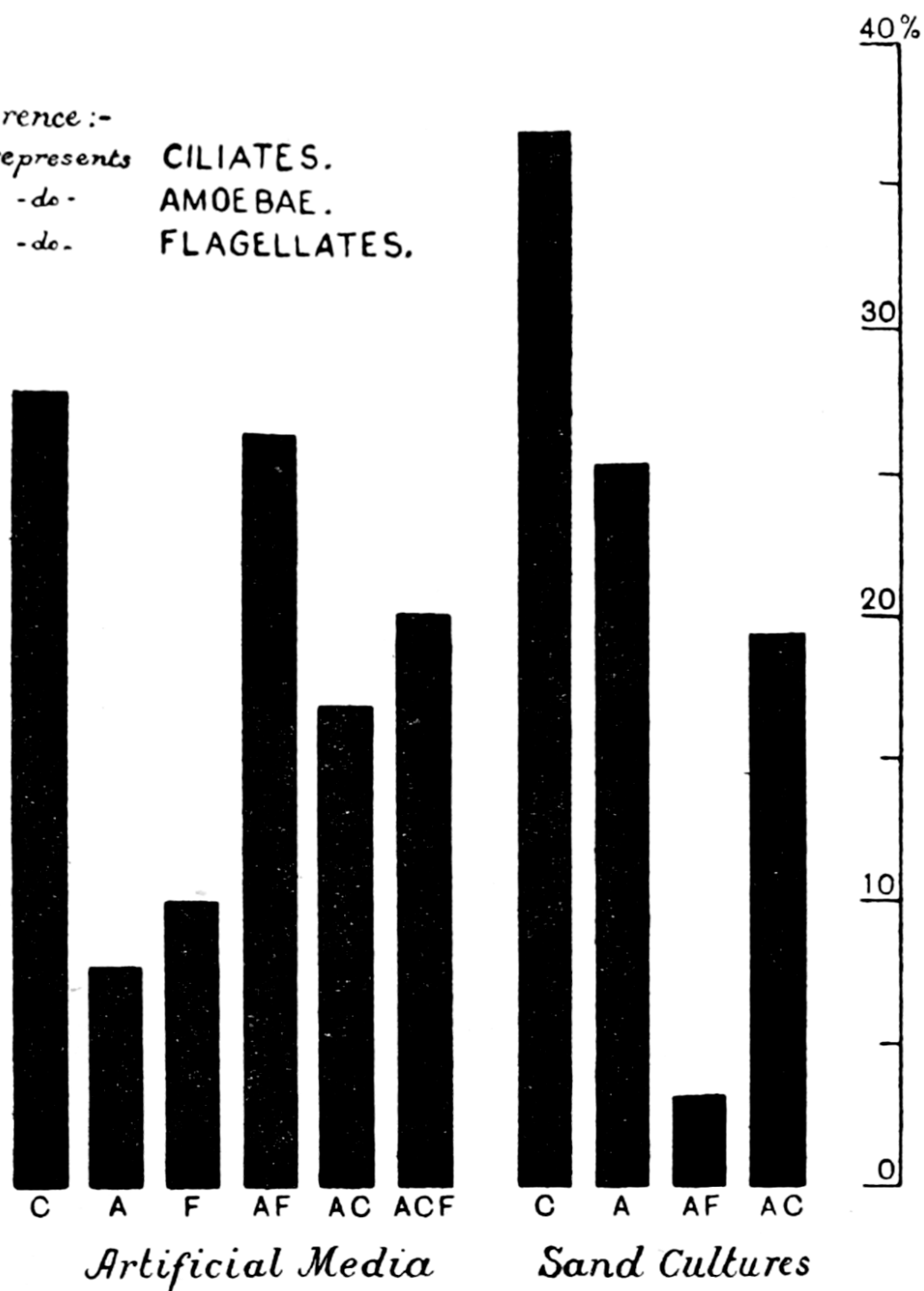


Рис. 18.— Показаны самые высокие концентрации азота по сравнению с контролем, зарегистрированные для *Azotobacter* в присутствии различных видов простейших. (Из Ann. Приложение. Биол., том ii.)

Ось X (слева): искусственные среды C A F AF AC ACF

Ось X (справа): Песчаные культуры C A AF AC

Условные обозначения: С обозначает ИНФУЗОРИЙ.

А -до.- АМЕБЫ.

Ф -до.- ЖГУТИКОНОСЦЫ.

Как и следовало ожидать, показатели фиксации варьировались от культуры к культуре, самый высокий зарегистрированный показатель составил 36.04 процента. выше контроля, и это в песчаной культуре (рис. 18). Ссылка на детали экспериментов показывает, что критика, высказанная против аналогичной работы, проделанной в прошлом, здесь неуместна, и следует сделать вывод, что *Azotobacter* способен фиксировать больше атмосферного азота в присутствии простейших, чем в их отсутствие.

В настоящее время невозможно сказать, как это происходит, но крайне маловероятно, что простейшие сами способны фиксировать азот. Более вероятным объяснением является то, что простейшие, потребляя азотобактер, снижали численность и переносили азот в свои собственные тела. Это, как правило, препятствует достижению бактериями максимальной плотности, и размножение, включающее высокий метаболизм, будет поддерживаться в течение более длительного периода, чем это произошло бы в противном случае. Это и другие возможные объяснения находятся в стадии проверки.

Мало что было сказано о применении протозоологии к вопросу частичной стерилизации почвы. Как уже указывалось, в прошлом была проделана большая работа, но результаты были противоречивыми. Однако, учитывая наши недавно приобретенные знания о жизни простейших в обычной полевой почве, большинство ранних экспериментов требуют повторения. Начало уже положено, но работа недостаточно продвинулась вперед, чтобы заслуживать обсуждения.

Однако срочно необходимо расширить наши знания об общей физиологии этих одноклеточных животных. Пока мы не узнаем, каковы взаимосвязи между членами микроорганической популяции нормальной почвы, почти невозможно надеяться, что будут разработаны средства, с помощью которых их можно будет контролировать.

В настоящее время мы почти полностью не осведомлены о простейших физиологических реакциях, таких как точное действие различных неорганических солей, содержащихся в почве.

Также некоторые эксперименты в Германии и Штатах показывают, что амб являются избирательными в отношении бактерий, которые они употребляют в пищу. Если это будет обосновано, это может оказаться важным для экономической биологии.

Было показано, что жгутиконосцы встречаются в почве в большом количестве, и многие из них питаются бактериями. Однако вполне вероятно, что некоторые из них питаются сапрофитно и поэтому должны оказывать некоторое влияние на почвенный раствор, хотя какое именно, совершенно неизвестно.

Наконец, как показал Насир, простейшие играют определенную роль в сложном азотном цикле, и работа этого типа нуждается в расширении.

Итак, таковы некоторые из нерешенных проблем, стоящих перед почвенным протозоологом; но он всегда должен помнить, что организмы, которые он изучает, составляют лишь малую долю от

общего числа, и что любое влияние, затрагивающее одну часть комплекса, отразится на другой. Как сказал профессор. Артур Томсон в своих Гиффордских лекциях: “Ни одно существо не живет и не умирает само по себе, здесь нет изоляции. Длинные питательные цепочки часто связывают ряд организмов вместе в том самом фундаментальном отношении, что один вид поедает другие”. Такие питательные цепочки образуются в почве так же заметно, как и в других местах обитания живых существ.

ИЗБРАННАЯ БИБЛИОГРАФИЯ.

** Статьи с обширной библиографией.*

- [1] Каннингем А., Журнал. Сельскохозяйственные науки., 1915, том. xvii., с. 49.
- [2] Каннингем, А., и Лонис, Ф., Центрилб. ф. Бакт. Абт. II., 1914, т. xxxix., стр. 596.
- [3] Катлер, Д. У., Журн. Сельскохозяйственные науки, 1919, т. ix., с. 430.
- [4] Катлер, Д. У., Журн. Сельскохозяйственные науки, 1920, т. x, с. 136.
- [5] Катлер, Д. У., Энн. Приложение. Биол., 1923, т. x., с. 137.
- [6] Катлер, Д. У. и Крамп, Энн. Приложение. Биол., 1920, т. vii., с. 11.
- [7] * Катлер Д. У., Крамп и Сандон, Фил. Пер. Рой. Соч. Б., 1922, т. cxxi., стр. 317.
- [8] Дельф, Э. М., Новый фитолог, 1915, т. xiv., стр. 63.
- [9] Добелл, С. С., арх. ф. Протисенк., 1911, вып. xxiii., стр. 269.
- [10] * Гуди, Т., Рой. Соч. Т. Б., 1916, вып. lxxxix., с. 279.
- [11] Гуди, Т., Рой. Соч. Т. Б., 1913, вып. lxxxvi, стр. 427.
- [12] Hartmann, M., and Nägler, K., Sitz-Ber. Gesellsch. Naturf. Freunde, 1908, Berlin, No. 4.
- [13] Кох Г. П., Журн. Сельскохозяйственное издание, 1916, том ii, стр. 477.
- [14] Кофоид, С. А., Бык. Лаборатория штата Иллинойс. Нац. История., 1903 и 1908.
- [15] * Копелофф, Н., Линт, Х. К., и Коулман, Д. А., Центрилб. ф. Бакт. Абт. II., 1916, т. xlv., стр. 28.
- [16] Копелофф, Н., Линт, Х. К., и Коулман, Д. А., Центрилб. ф. Бакт. Абт. II., 1916, т. xlv., стр. 230.
- [17] Липман, Дж. Дж., Блэр, А. В., Оуэн, Л. Л. и Маклин, Х. К., Н.Дж. Агрик. Exp. Sta. 1912, Бык., № 248.
- [18] Мартин, К. Х. и Левин, К. Р., журнал. Сельское хозяйство. Соч., 1915, т. vii., с. 106.
- [19] Мартин, К. Х., Рой. Соч. Т. Б., 1912, вып. lxxxv., с. 393.
- [20] * Насир, С. М., Энн. приложение. Биол., 1923, т. x., с. 122.
- [21] Рассел, Э. Дж., Рой. Соч. Т. Б., 1915, т. lxxxix., с. 76.

[22] * Рассел Э. Дж., “Почвенные условия и рост растений”, 1921, 4-е изд.

[23] * Шерман, Дж. М., Журн. Васт., 1916, т. i, стр. 35 и т. ii, стр. 165.

[24] Трюффо Г. и Безссонофф Х., Сост. Rend. Акад. наук, 1920, т. clxx., с. 1278.

[25] Уэст, У. и Уэст, Г. С., Журн. Линн. Соц. Бот., 1912, т. xl., стр. 395.

ГЛАВА VI. ВОДОРΟΣЛИ.

I. Общее и историческое введение.

Говоря в широком смысле, почвенные организмы можно разделить на несколько отдельных групп, заметно различающихся по своим общим признакам и физиологическим функциям и, следовательно, по своему экономическому значению; среди таких групп можно упомянуть бактерии, простейшие, водоросли и грибы. Однако было обнаружено, что, хотя типичные представители этих групп заметно отличаются друг от друга, все же существует ряд одноклеточных форм, которые имеют общие признаки более чем с одной из этих больших групп, и демаркационные линии между ними становится трудно определить. Поэтому становится целесообразным немного отойти от жестких определений систематиков и принять несколько более логичную группировку почвенных организмов на основе их образа жизни.

Приведу лишь один пример: *Эвглена виридис* довольно часто встречается в почве. Благодаря своему единственному жгутику, отсутствию определенной целлюлозной стенки, изменчивой форме и способности размножаться простым делением в подвижном состоянии он определенно систематически относится к группе простейших. Но обладание хлорофиллом, позволяющее ему синтезировать сложные органические вещества из CO_2 и воды способом, совершенно типичным для растений, физиологически настолько тесно связывает его с низшими зелеными водорослями, что при изучении биологии почвы, по-видимому, лучше всего включить его и другие почти родственные формы в состав водорослей.

Исходя из этой физиологической основы, “почвенные водоросли” могут быть определены как те почвенные микроорганизмы, которые обладают способностью при подходящих условиях вырабатывать хлорофилл. Преимущество такого определения состоит в том, что оно достаточно широкое, чтобы включать нитчатую протонемумозговых мхов, которые, хотя и похожи на водоросли по форме и физиологическому действию, тем не менее отделены от настоящих водорослей широкой пропастью. Более точным названием для такой группы организмов было бы “несущие хлорофилл протофиты” почвы; вкратце их можно классифицировать следующим образом (Таблица IX.):-

ТАБЛИЦА IX.

	Группа.		Цвет.	Пигменты.
I.	Жгутиковые.	Эвгленовые.	Зеленый.	Хлорофилл.

Криптомонадин.

II.	<i>Водоросли—</i>				
1.	Миксофита.	Преимущественно нитевидные, в основном осцилляторные и ностоковые.		От сине-зеленого до фиолетового или коричневого.	Фикоцианин. <i>Хлорофилл.</i> Каротин.
2.	Бактериальные.	В основном пеннаты, в основном навикулоидные.		Золотисто-коричневый.	Каротин. Ксантофилл. <i>Хлорофилл.</i>
3.	Хлорофиции.	(i)	Протококковые, улотричные, конъюгатные и т.д.	Зеленый.	<i>Хлорофилл.</i>
		(ii)	Гетероконтные.	Желто-зеленый.	<i>Хлорофилл.</i> Ксантофилл. .
III.	<i>Мохообразные.</i>		Протонема нитчатого мха.	Зеленый.	<i>Хлорофилл.</i>

Важность низших водорослей с биологической точки зрения давно признана, поскольку их чрезвычайно примитивная организация в сочетании со способностью синтезировать органические соединения из простых неорганических веществ выделяют их как не очень отдаленных от группы организмов, в которых зародилась жизнь на земле. Но возможность того, что они могут иметь гораздо более широкое экономическое значение, была полностью упущена из виду примерно четверть века назад, когда Хенсен продемонстрировал их важность для морского планктона как производителей органического вещества, от которого в конечном счете зависит вся животная жизнь океана. Вследствие этого обычно предполагалось, что рост водорослей, поскольку они содержат хлорофилл, полностью зависит от действия света. Следовательно, недавняя идея о существовании водорослей, которые на самом деле населяют почву, была воспринята с определенной долей скептицизма, хотя результаты современных физиологических исследований ряда низших водорослей показывают, что есть очень веские основания полагать, что такая почвенная флора вполне возможна.

При рассмотрении почвенной водорослевой флоры необходимо различать два совершенно разных набора условий, в которых могут расти организмы. Во-первых, они могут расти на поверхности почвы, подвергаясь непосредственному воздействию инсоляции, дождей, выпадения росы, иссушающего действия ветра, относительно быстрых перепадов температуры и других климатических воздействий. Определенные сочетания этих условий создают настолько благоприятную среду для роста водорослей, что иногда на поверхности почвы появляется заметный зеленый слой, иногда такого темного цвета, что он кажется почти черным. Слои такого рода хорошо известны, и в систематических работах постоянно упоминаются виды,

произрастающие “на влажной почве”; например, из 51 четко определенного *виданостока*, признанного *Forte*, не менее 31 характеризуются как наземные. Однако такие явления, по-видимому, рассматривались скорее как спорадические и более или менее случайные, чем как необычайно пышное развитие эндемичной популяции, и их часто приписывали чрезмерно влажному состоянию почвы из-за плохого дренажа.

Во-вторых, водоросли могут жить в самой почве, вдали от действия солнечного света и в несколько более однородных условиях влажности и температуры.

До настоящего времени большинство исследований, проведенных в этой области, носили систематический характер, и было получено крайне мало прямых доказательств, которые могли бы пролить свет на экономическое значение почвенных водорослей.

Самая ранняя систематическая работа была проведена Эсмархом в 1910-11 годах, который исследовал с помощью культур сине-зеленые водоросли ряда почв немецких африканских колоний, причем образцы брались с поверхности, а также из нижних слоев почвы. Он собрал значительное количество видов и заметил, что в обработанных почвах они не ограничиваются поверхностью, а регулярно встречаются на глубине 10-25 см. а иногда и на глубине 40-50 см. Он объяснил их существование в нижних слоях присутствием покоящихся спор, занесенных в процессе культивирования, поскольку его образцы из необработанных почв были непродуктивными.

Позже Эсмарх расширил свои исследования на гораздо большее количество образцов, всего 395, почв различных типов из Шлезвиг-Гольштейна. Он обнаружил, что сине-зеленые водоросли были очень широко распространены в почвах определенных типов, хотя они редко встречались на необрабатываемых почвах с низким содержанием воды, и он описал не менее 45 видов, из которых 34 принадлежали к *Oscillatoriaceae* и *Nostocaceae*. Некоторые из наиболее распространенных видов были получены из почв самых разных типов, как показано в [таблице X.](#), в то время как другие формы встречались крайне редко и имели гораздо более ограниченное распространение.

ТАБЛИЦА X.—ЧАСТОТА ВСТРЕЧАЕМОСТИ ОПРЕДЕЛЕННЫХ РАСПРОСТРАНЕННЫХ ВИДОВ В ОБРАЗЦАХ ПОЧВЫ ЭСМАРХА.

Виды.	Процент образцов, содержащих данную водоросль.			Обработанные почвы.		
	Необработанная Влажная песчаная почва.					
	Берега of Эльбы.	Берега of озер.	Морской берег.	Песчаный.	Глинистый.	Болото-земля.
Анабена изменчивая	46	43	9	10·3	60	46
Анабена торулезная	31	14·3	63·6	27·6	34·3	56·4
Цилиндрос пермум	23	28·6	0	24	48·6	59

мускикола						
Цилиндрос пермум большой	0	14·3	0	38	40	33·3
Nostoc Sp. III.	7·7	0	0	38	37	48·7

Приняв количество образцов, содержащих сине-зеленые водоросли, за приблизительную меру их относительной распространенности, Эсмарх получил следующие интересные цифры (таблица XI.):—

ТАБЛИЦА XI.

Вид почвы.		Процентное соотношение образцов, содержащих сине-зеленые водоросли.	Количество исследованных образцов.
Окультуренная болотистая местность		95	40
Окультуренная глинистая почва		94·6	37
Необработанные влажные песчаные почвы		88·6	35
Окультуренная песчаная почва		64·4	45
Необработанный	Лесной массив	12·5	40
	Песчаных пустошей	9	34
	Вересковых пустошей	0	35

Отметив, что почвы делятся на две группы, относительно богатые и бедные сине-зелеными водорослями, Эсмарх пришел к выводу, что двумя главными факторами, определяющими распределение *цианофиция* на поверхности почв, являются: (1) содержание влаги в почве, (2) доступность минеральных солей, причем возделываемые почвы особенно благоприятны в обоих этих отношениях. Далее он провел различие между двумя видами обрабатываемых земель, а именно пахотными землями и травянистыми угодьями, и обнаружил, что на всех типах почв пастбища были богаче видами, чем пахотные земли.

Эсмарх исследовал, кроме того, 129 образцов, взятых из нижних слоев почвы непосредственно под некоторыми из его поверхностных образцов, 107 на глубине 10-25 см. а остальные на глубине 30-50 см. глубина.

На возделываемых почвах, будь то пастбища или пашни, он обнаружил, что сине-зеленые водоросли почти неизменно встречаются в нижних слоях в тех местах, где водоросли находятся на поверхности, и что, за редкими исключениями, водоросли, обнаруженные в нижних слоях, точно соответствуют водорослям на поверхности, за исключением того, что с увеличением глубины количество видов постепенно сокращается.

На необработанных, влажных песчаных почвах согласие было гораздо менее полным, поскольку, хотя водоросли редко отсутствовали в нижних слоях, их вертикальное распределение часто нарушалось действием ветра и дождя. Было обнаружено, что другие необработанные почвы, не подверженные периодическому нарушению, равномерно лишены водорослей в нижних слоях, но поскольку ограниченное количество исследованных образцов было полностью взято из мест, где водорослей на поверхности не было, это мало что значит.

При прямом микроскопическом исследовании почвы Эсмарх утверждает, что обнаружил живые нити сине-зеленых водорослей на различной глубине под поверхностью. Однако он понял, что нет никаких указаний на продолжительность пребывания таких нитей в земле, и поэтому провел серию экспериментов, из которых он пришел к выводу, что период, в течение которого исследованные водоросли могли продолжать вегетировать в почве после захоронения, варьировался у разных видов в пределах 5-12 недель, но что в более поздней части периода водоросли постепенно приобретали желтовато-зеленый цвет.

К сожалению, исследования Эсмарха были направлены только на сине-зеленые водоросли, поскольку наблюдения, сделанные в этой стране, показывают, что такая серия записей дает лишь очень неполную картину почвенной флоры в целом.

Петерсен в своей работе “Danske Aërofile Alger” (1915) значительно расширил наши знания о почвенных водорослях, особенно о диатомовых. К сожалению, он ограничил свои исследования зеленых водорослей формами, которые заметно растут на поверхности земли. Однако он заметил, что на кислых почвах флора отличается от той, что обычно встречается на щелочных или нейтральных почвах: в первой преобладают *Mesotænium violascens*, *Zygnema ericetorum* и 2 вида *Coccomyxa*, в то время как для последних характерны *Mesotænium macrococcum* var., *Hormidium*, 2 вида и *Vaucheria*, 3 вида

Из диатомовых водорослей он получил не менее 24 видов и разновидностей из пахотных и садовых почв и пять, характерных для болотистых почв, в то время как в лесных почвах и сухих пустошах они, по-видимому, часто отсутствовали. Он опустил все упоминания о сине-зеленых водорослях.

Тем временем Роббинс, исследуя ряд почв Колорадо, которые содержали беспрецедентное количество нитратов, получил из них 18 видов сине-зеленых водорослей, 2 вида зеленых водорослей и одну диатомовую водоросль. Мур и Каррер продемонстрировали существование подземной водорослевой флоры, из которой, как было показано, *Protoderma viride*, наиболее постоянно встречающийся вид, размножается при закапывании на глубину одного метра.

В этой стране внимание впервые привлекли к этому предмету Гуди и Хатчинсон из Ротамстеда, которые, исследуя некоторые старые почвы на наличие простейших, получили также ряд сине-зеленых форм, которые были представлены профессору Уэсту для идентификации. Эта

способность спор некоторых водорослей сохранять свою жизнеспособность в течение длительного периода покоя была настолько поразительной, что в Бирмингеме в 1915 году было начато исследование, чтобы выяснить, были ли другие формы столь же устойчивы. Исследование проводилось на большом количестве свежесобранных образцов пахотных и садовых почв, которые сначала подвергались асептической сушке на воздухе в течение не менее месяца, а затем выращивались в культуре. Из этих культур было получено не менее 20 видов или разновидностей диатомовых водорослей, 24 вида сине-зеленых и 20 видов зеленых водорослей (Таблица XII.). В большинстве образцов была обнаружена центральная группа водорослей, включая *Hantzschia amphioxys*, *Trochiscia aspera*, *Chlorococcum humicola*, *Bumilleria exilis* и несколько реже *Ulothrix subtilis* var. *variabilis*, в то время как моховая протонема присутствовала повсеместно. Считалось, что эти виды составляют основу обширной экологической растительной формации, в которую благодаря включению других типично наземных, но менее широко распространенных видов были выделены более мелкие растительные ассоциации.

В некоторых почвах присутствовали ассоциации, состоящие в значительной степени из диатомовых водорослей, и следует отметить, что большинство описанных форм имеют чрезвычайно малый размер. Несомненно, именно эта характеристика позволяет им выдерживать условия засухи, которым подвержены почвенные организмы, поскольку было показано, что мелкие организмы лучше сопротивляются иссушению, чем более крупные. Поскольку почвенные диатомовые водоросли относятся к типу пеннатных, они дополнительно адаптированы к своему образу жизни благодаря своей способности передвигаться, что позволяет им во время засухи уходить во влажные слои почвы.

В почвах, исследованных в этой работе, сине-зеленые водоросли присутствовали менее повсеместно, чем диатомовые или зеленые, и обнаруженные виды, по-видимому, встречались более локально. Однако, по-видимому, существовала связь между тремя видами, *Phormidium tenue*, *Ph. autumnale* и *Plectonema Battersii*, по крайней мере, два из трех видов были обнаружены вместе не менее чем в 16 образцах, в то время как все три встречались в 7 из них.

ТАБЛИЦА XII.—ВОДОРΟΣЛИ В ИССУШЕННЫХ ПОЧВАХ Англии. (БРИСТОЛЬ.)

Группа.	Количество проб продуктивных.	Количество видов.		
		Максимум на образец.	Среднее значение по выборке.	Всего.
	в процентах.			
диатомовые водоросли	95.5	9	3.7	20
Сине-зеленых водорослей	77.3	7	2.5	24
Зеленых водорослей	100	7	4.3	20
—	Всего	—	20	10.5

В целом было заметно, что почвы, которые оказались богатыми сине-зелеными водорослями, содержали лишь несколько видов диатомовых водорослей, и наоборот. Диатомовые водоросли чаще всего появлялись в почвах старых садов, тогда как сине-зеленые водоросли были более характерны для пахотных почв. Зеленые водоросли и протонема мха, с другой стороны, были распространены повсеместно.

Большинство зеленых водорослей, обычно встречающихся в почвах, являются одноклеточными, но встречается несколько нитевидных форм. Однако, за исключением *Vaucheria* spp., они характеризуются способностью при определенных обстоятельствах распадаться на одноклеточные или малоклеточные фрагменты, при которых идентификация состояния часто бывает очень затруднительной.

В результате культурального исследования ряда старых почв, хранящихся в Ротамстеде, было также обнаружено, что прорастание покоящихся форм ряда водорослей могло происходить после чрезвычайно длительного периода покоя. Не менее девяти видов сине-зеленых водорослей, четырех видов зеленых водорослей и одного вида диатомовых водорослей были получены из почв, которые хранились около сорока лет, причем наибольшей способностью сохранять свою жизнеспособность обладали *Nostoc muscorum* и *Nodularia Harveyana*.

II. Почва как подходящая среда для роста водорослей.

Если бы не недавние успехи, достигнутые в наших знаниях о способе питания многих низших водорослей, было бы очень трудно объяснить широкое распространение водорослей в почве, поскольку для некоторых из более высокоразвитых водорослей, несомненно, верно, что их способ питания полностью типичен для зеленых растений в целом. Однако применение бактериологического метода к водорослям Бейеринком, Артари, Чодатом и его учениками, а также внедрение методов чистых культур привели к изучению физиологии некоторых низших водорослей в надежде понять некоторые фундаментальные проблемы, лежащие в основе питания организмов, содержащих хлорофилл. Здесь невозможно сделать больше, чем упомянуть имена нескольких наиболее важных из тех, кто работал в этом направлении, таких как Чодат, Артари, Гринцеско, Прингсхайм, Куфферат, Накано, Бореш, Магнус и Шиндлер, и свести в несколько предложений некоторые из их наиболее важных выводов.

В настоящее время установлено, что, хотя на свету водоросли способны создавать свое вещество из CO_2 и воды, содержащей разбавленные минеральные соли, все же в таких условиях рост иногда происходит очень медленно, а у некоторых видов, во всяком случае, он значительно ускоряется добавлением небольшого количества определенных органических соединений. Способность низших водорослей использовать органические пищевые материалы специфична, довольно близкородственные формы часто очень по-разному реагируют на одно и то же вещество, но было показано, что существует значительное количество форм, которые могут использовать органические соединения до такой степени, что они могут расти совершенно независимо от света. В таких случаях питание организма становится полностью сапрофитным, и хлорофилл может быть полностью утрачен; однако часто наблюдалось, что на подходящих питательных средах даже в полной темноте некоторые водоросли продолжают расти и сохраняют свой зеленый цвет при условии наличия достаточного количества подходящего азотистого соединения.

Хлорелла обыкновенная, водоросль, часто встречающаяся в почве, оказалась чрезвычайно пластичной по отношению к пищевым веществам. Если в качестве источника пищи использовать только разбавленный раствор минеральных солей, он поглощает CO_2 из воздуха и растет на солнечном свете с умеренной скоростью. Добавление глюкозы в среду на свету значительно увеличивает скорость и количество роста, а также размер клеток, в то время как в темноте колонии не только остаются зелеными, но, как было показано, развиваются более интенсивно, чем при дневном свете. Организм также способен использовать пептон в качестве источника азота вместо нитратов.

Было показано, что *Stichococcus bacillaris* и *Scenedesmus spp.*, также встречающиеся в почвах, почти одинаково адаптируемы, хотя в этих случаях организмы растут медленнее в темноте, чем на соответствующей среде при свете. Было показано, что разжижение желатина за счет секреции протеолитических ферментов является дополнительным свойством некоторых видов, приводящим к образованию аминокислот, таких как гликоль, фенилаланин, дипептиды и т.д. Этим свойством, однако, обладает лишь ограниченное число видов и в разной степени.

До настоящего времени очень мало работ такого рода было проделано с водорослями, фактически взятыми из почвы, и наши знания поэтому очень скудны. Все исследованные до настоящего времени виды демонстрируют значительное увеличение роста при добавлении в среду глюкозы и других сахаров и, как правило, являются частично сапрофитными; было показано, что некоторые из них в некоторой степени разжижают желатин.

Серветтаз, Фон Убиш и Роббинс также продемонстрировали, что протонема некоторых мхов может использовать определенные органические вещества, особенно сахара, и интенсивно расти в темноте. Однако было показано, что свет необходим для развития растения-мха.

В Ротамстеде считали, что некоторый свет можно было бы пролить на активность почвенных водорослей, подсчитав их количество в образцах почвы, периодически отбираемых на ограниченной территории. Метод разбавления, аналогичный тому, который используется в протозоологической лаборатории, был принят и применен к образцам пахотной почвы, взятым с поверхности и на глубине 2, 4, 6 и 12 дюймов по вертикали под ней. Таким образом было исследовано значительное количество образцов с двух участков на пшеничном поле с широколистной стружкой, а именно: незастроенного участка и того, который ежегодно подвергался обильной подкормке навозом со двора фермы. Было обнаружено, что их количество в незастроенной почве значительно уступает таковому в почве, содержащей большое количество органического вещества, в то время как на обоих участках их количество значительно варьировалось в разное время года. Основные виды на обоих участках были идентичны, и их вертикальное распределение было довольно равномерным, но было замечено, что количество особей варьировалось в зависимости от глубины выборки. Образцы 6-го и 12-го дюймов содержали очень мало особей сравнительно небольшого числа видов, но образцы 4-го дюйма дали цифры, которые были ненамного меньше, чем в верхнем дюйме. Выборка 2-го дюйма обычно была намного беднее у индивидуумов, чем верхняя или 4-й дюйм.

К сожалению, этот метод подсчета водорослей на самом деле неудовлетворителен, главным образом потому, что он не учитывает сине-зеленые формы. Желатиновая оболочка, которая окружает волокна этих водорослей, предотвращает их распад на измеримые единицы. Предполагая, как, по-видимому, имеет место для двух исследованных участков, что сине-зеленые водоросли по меньшей мере столь же многочисленны, как и зеленые формы, общее

количество, вероятно, должно быть как минимум в два раза больше расчетного. Взяв 100 000 в качестве приблизительной оценки количества водорослей на грамм навозной почвы в данном образце и предположив, что клетки имеют сферическую форму и средний диаметр 10 мкм, было подсчитано, что объем присутствующей протоплазмы водорослей был по меньшей мере в 3 раза больше, чем у бактерий, хотя и составлял лишь одну треть от объема протозоа. Вероятно, это лишь минимальная цифра для данной выборки.

Популяция в почве такого масштаба не может не сказываться на плодородии почвы. При выращивании на поверхности земли, подверженной воздействию солнечного света, водоросли должны за счет фотосинтеза значительно пополнять органическое вещество почвы, но когда они живут в самой почве, их питание должно быть полностью сапрофитным, и они ничего не могут добавить ни к энергии, ни к содержанию питательных веществ в почве. Как эти организмы вписываются в общую схему жизни в почве, в настоящее время не определено, и существует широкое поле для исследований в этом направлении.

III. Связь водорослей с азотным циклом

Вероятно, наиболее важным ограничивающим фактором в британском сельском хозяйстве является поступление азота, доступного для выращивания сельскохозяйственных культур, и представляется вероятным, что почвенные водоросли тесно связаны с этим вопросом несколькими способами.

В течение последней половины столетия периодически предпринимались попытки установить тот факт, что ряд низших организмов, включая зеленые водоросли, обладают способностью фиксировать атмосферный азот и преобразовывать его в соединения, которые затем доступны высшим растениям. Это свойство было определено установлено для определенных бактерий и, что весьма сомнительно, для некоторых грибов, но до недавнего времени не было представлено достоверных доказательств того, что водоросли сами по себе могут фиксировать азот. Тема слишком обширна, чтобы обсуждать ее здесь подробно.

Шрамм в Америке, работая с чистыми культурами водорослей, в течение десяти лет пытался установить факт азотфиксации и потерпел полную неудачу; совсем недавно Ванн расширил работу Шрамма и утверждает, что бесспорно доказал, что при использовании сред, содержащих нитраты в качестве источника азота и небольшое количество глюкозы, семь протестированных им видов водорослей фиксировали атмосферный азот в количестве 4-54% исходного содержания азота в среде. Столь важный результат нуждался в подтверждении, и поэтому эксперимент Вана с некоторыми незначительными улучшениями был повторен прошлым летом в Ротамстеде.

Эта работа еще не опубликована, но во всей серии из девятиста шести культур с четырьмя разными видами, каждая из которых выращивалась на шести разных средах, нет никаких доказательств того, что имела место фиксация азота; но к концу эксперимента было отмечено полное восстановление на 98-93 процента из исходного поставляемого азота. С другой стороны, в методе Вана по анализу сред, содержащих нитраты, был обнаружен недостаток, достаточно большой, чтобы объяснить полученные им различия между начальным и конечным содержанием азота в его культурах. Следовательно, хотя никто и не решается утверждать, что

водоросли не способны при наличии подходящих условий фиксировать атмосферный азот, следует признать, что никто еще не доказал, что они могут это делать.

Однако гораздо более вероятно, что эксперименты Коссовича и других ученых проливают больше света на связь почвенных водорослей с фиксацией азота. Они утверждают, что смеси бактерий и некоторых студенистых водорослей обеспечивают большую фиксацию азота, чем одни только азотфиксирующие бактерии, и что добавление водорослей к культурам бактерий производит стимулирующий эффект лишь немного меньший, чем у сахара. Следовательно, вполне вероятно, что водоросли в их студенистой оболочке обеспечивают легкодоступные углеводы, из которых бактерии черпают энергию, необходимую для своей работы, и что фиксация азота в природе происходит за счет совместной работы ряда различных организмов, а не за счет индивидуального действия отдельных видов.

Рассел и Ричардс показали, что скорость потери азота при выщелачивании из необработанных почв намного меньше, чем можно было бы ожидать с чисто химической точки зрения, и предполагают, что в почве присутствуют определенные организмы, которые, поглощая нитраты и соли аммония по мере их образования, удаляют их из почвенного раствора и таким образом помогают сохранить азот почвы. Вполне вероятно, что почвенные водоросли действуют подобным образом, хотя в какой степени, пока не определено.

IV. Связь водорослей с влажностью почвы и образованием гумусовых веществ.

В более теплых странах, чем наша, особенно в тех, где выпадает достаточное количество осадков, значение почвенных водорослей, возможно, более очевидно для стороннего наблюдателя. Треуб утверждает, что после полного разрушения острова Кракатау в результате извержения вулкана в 1883 году первыми колонистами, завладевшими островом, были шесть видов сине-зеленых водорослей, а именно: *Tolypothrix* sp., *Anabaena* sp., *Symploca* sp., *Lyngbya* 3 вида. Было замечено, что через три года после извержения эти организмы образовали почти сплошной студенистый и гигроскопичный слой на поверхности золы и камней, составляющих почву, и своей гибелью и разложением они быстро подготовили ее для выращивания семян, занесенных на остров посетившими птицами. Следовательно, можно сказать, что новая флора, которая вскоре утвердилась на острове, произошла от предшествовавшей ей водорослевой флоры. Фрич также подчеркивал важность водорослей в колонизации новых земель на Цейлоне.

Вельвич приписывает характерный цвет, от которого “педрас-неграс” в Анголе получили свое название, росту толстого слоя *Scytonema myochrous*, сине-зеленой водоросли, которая постепенно становится черной и полностью покрывает почву. В конце сезона дождей этот студенистый слой высыхает очень медленно, позволяя подстилающей почве сохранять влагу в течение более длительного периода, чем это было бы в противном случае.

Студенистые почвенные водоросли, вероятно, очень важны в этом отношении, поскольку их медленная скорость потери воды сочетается со способностью к быстрому поглощению, и поэтому они способны в полной мере использовать выпадающую на них росу и увеличивать способность почвы удерживать влагу.

V. Связь водорослей с газообменом в почве.

Было обнаружено, что при выращивании риса водоросли рисовых полей играют чрезвычайно важную роль. Бризи из Италии показал, что, хотя рис выращивается в болотных условиях, корни рисового растения типичны для обычных наземных растений и не имеют структурной адаптации к водной жизни, столь характерной для обычных болотных растений. Следовательно, здоровый рост растений полностью зависит от достаточного поступления кислорода к их корням из среды, в которой они растут. Было обнаружено, что серьезное заболевание рисовых растений, характеризующееся потемнением и отмиранием листьев, которое сначала считалось следствием поражения грибами, является следствием недостаточной аэрации корней, в то время как было показано, что проникновение грибов происходит после появления физиологического заболевания. Было обнаружено, что присутствие водорослей в болотной воде предотвращает появление этой болезни, поскольку они объединяются с другими организмами, образуя более или менее непрерывный слой на поверхности почвы, и добавляют к газам, которые там накапливаются, большое количество кислорода, выделяющегося в процессе фотосинтеза. Таким образом, концентрация растворенного кислорода в воде, просачивающейся через почву, повышается до максимума, и обеспечивается здоровый рост урожая.

Эта работа была подтверждена Харрисоном и Айером в Индии, и достаточное количество водорослей в болотной воде в настоящее время рассматривается как одно из необходимых условий для получения хорошего урожая риса.

Из сказанного следует, что, хотя наши знания о почвенных водорослях крайне ограничены, а наше представление о роли, которую они играют, в значительной степени основано на предположениях, все же этот предмет представляет огромный интерес и заслуживает исследования во многих направлениях. В его нынешнем неразвитом состоянии немного сложно предвидеть, какие направления исследований, вероятно, окажутся наиболее прибыльными, но нет никаких сомнений в том, что в конечном итоге будет показано, что почвенные водоросли играют значительную роль в экономии почвы.

ИЗБРАННАЯ БИБЛИОГРАФИЯ.

** Статьи с обширной библиографией.*

I. Общие сведения.

[1] Бристоль, Б. М., "О сохранении жизнеспособности водорослями из старых сохраненных почв", *New Phyt.*, 1919, xviii., № 3 и 4.

[2] Бристоль, Б. М., "О водорослевой флоре некоторых иссушенных английских почв: важный фактор биологии почв", *"Анналы ботаники"*, 1920, том. xxxiv., № 133.

[3] Brizi, U., "Ricerche sulla Malattia del Riso detta 'Brusone,' Sect. IV. Influenza che le alghe verdi esercitano in risaia," *Annuario dell' Istituzione Agraria Dott. A. Ponti*, Milan, 1905, vol. vi., pp. 84-89.

[4] Esmarch, F., "Beitrag zur Cyanophyceen-Flora unserer Kolonien," *Jahrb. der Hamburgischen wissenschaft. Anstalten*, 1910, xxviii., 3. Beiheft, S. 62-82.

[5] Esmarch, F., “Untersuchungen über die Verbreitung der Cyanophyceen auf und in verschiedenen Boden,” *Hedwigia*, 1914, Band lv., Heft 4-5.

[6] Фрич Ф. Э., “Роль роста водорослей в колонизации новых земель и в определении ландшафта”, *Геог. Дневник*, 1907.

[7] Харрисон, У. Х. и Айер, П. А. Субрамания, “Газы болотных рисовых почв”, Мем. Сельскохозяйственный департамент Индии, Chem. Ser. (I.) “Их состав и связь с культурой”, 1913, том iii., № 3; (II.) “Их использование для аэрации корней сельскохозяйственных культур”, 1914, том iv., № 1; (IV.) “Источник газообразного почвенного азота”, 1916, том v., № 1.

[8a] Hensen, V., “Ueber die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials am Pflanzen und Thieren.” Fünfter Ber. Komm. vüss. Unters. deutschen Meere, 1887.

[8] Мур, Г. Т. и Карпер, Дж. Л., “Подземная водорослевая флора”, *Энн. Мисс. Бот. Гард.*, 1919, vi., стр. 281-307.

[9] Nadson, G., “Die perforierenden (kalkbohrende) Algen und ihre Bedeutung in der Natur,” *Scripta bot. hort. Univ. imp. Петроп.*, 1901, Стр. 17.

[10] Petersen, J. B., “Danske Aërofile Alger,” *D. Kgl. Danske-Vidensk. Selsk. Skrifter*, 7 Raekke, *Естествознание и математика.*, 1915, Bd. xii., 7, Копенгаген.

[11] Роббинс, У. У., “Водоросли в некоторых почвах Колорадо”, *Агрик. Штат Колорадо*, 1912, Бюллетень 184.

[12] Treub, “Notice sur la nouvelle Flora de Krakatau,” *Ann. Jard. Bot. Бюйтензорг*, 1888, том vii., стр. 221-223.

II. Отношение водорослей к свету и углероду.

[13] Artari, A., “Zur Ernährungsphysiologie der grünen Algen,” *Ber. der D. bot. Гэс.*, 1901, Bd. xix., S. 7.

[14] Artari, A., “Zur Physiologie der Chlamydomonaden (Chlam. Эренберги);” (I.) *Jahrb. f. Wiss. Bot.*, 1913, Bd. lii., S. 410; (II.) *Там же.*, 1914, Bd. liii., S. 527.

[15] Adjarof, M., “Recherches expérimentales sur la Physiologie de quelques Algues vertes,” *Université de Genève—Institut Botanique, Prof. R. Chodat—1905*, 6 serie, vii. fascicule, Genève.

[16] Beijerinck, M. W., “Berichte über meine Kulturen niederer Algen auf Nährgelatine,” *Centr. f. Bakt. u. Paras.*, 1893, Abt. I., Bd. xiii., S. 368, Jena.

[17] Boresch, K., “Die Färbung von Cyanophyceen und Chlorophyceen in ihrer Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt des Substrates,” *Jahrbücher für Wiss. Botanik.*, 1913, lii., pp. 145-85.

[18] Chodat, R., “Étude critique et expérimentale sur le polymorphisme des Algues,” *Genève*, 1909.

[19] Chodat, R., “La crésol-tyrosinase, réactif des peptides et des polypeptides, des protéides et de la protéolyse,” *Archiv. des Sciences physiques et naturelles*, 1912.

- [20] Chodat, R., "Monographie d'Algues en Culture pure: Matériaux pour la Flore Cryptogamique Suisse," 1913, vol. iv., fasc. 2, Berne.
- [21] Dangeard, P. A., "Observations sur une Algue cultivée à l'obscurité depuis huit ans," Compt. Rend. Академия наук. (Париж), 1921, т. clxxii., № 5, стр. 254-60.
- [22] Étard et Bouilhac, "Sur la présence de la chlorophyll dans un Nostoc cultivé à l'abri de la lumière," Compt. Ранд., т. cxxvii, 1898.
- [23] Grintzesco, J., "Recherches expérimentales sur la morphologie et la physiologie expérimentale de *Scenedesmus acutus*," Meyen. Булла. herb. Boiss., 1902, Bd. ii., стр. 219-64 и 406-29.
- [24] Grintzesco, J., "Contribution à l'étude des Protococcoidées: *Chlorella vulgaris* Beyerinck," Revue générale de Botanique, 1903, xv., pp. 5-19, 67-82.
- [25] * Kufferath, H., "Contribution à la physiologie d'une protococcacée nouvelle, *Chlorella luteo-viridis* Chod. n. sp. var., *lutescens* Chod. n. var.," Recueil de l'institut bot. Léo Errera, 1913, t. ix, p. 113.
- [26] Kufferath, H., "Recherches physiologiques sur les algues vertes cultivées en culture pure," Bull. Soc. Roy. Бот. Бельгия, 1921, лив., стр. 49-77.
- [27] Magnus, W., and Schindler, B., "Ueber den Einfluss der Nährsalze auf die Färbung der Oscillarien," Ber. der D. Bot. Gesellschaft, 1912-13, xxx., p. 314.
- [28] * Nakano, H., "Untersuchungen über die Entwicklungs- und Ernährungsphysiologie einiger Chlorophyceen," Journ. Научный колледж. Импр. Университет. Токио, 1917, том xl., статья 2.
- [29] Pringsheim, E., "Kulturversuche mit chlorophyll-führenden Mikroorganismen," Cohns Beiträge Z. Biol. d. Pflanzen. (I.) Die Kultur von Algen in Agar, 1912, Bd. xi., S. 249; (II.) Zur Physiologie der *Euglena gracilis*, 1913, Bd. xii., S. 1.; (III.) Zur Physiologie der Schizophyceen, 1913, Bd. xii., S. 99.
- [30] Radais, "Sur la culture pure d'une algue verte; formation de chlorophylle à l'obscurité," Comptes Rendus, 1900, cxxx., p. 793.
- [31] Richter, O., "Zur Physiologie der Diatomeen." (I.) Sitzber. d. kais. Akad. d. W. in Wien, math, naturw. Kl., 1906, Bd. cxv., Abt. I., S. 27; (II.) Денкшрифт д. мат. н. naturw. Kl. d. kais. Akad. d. W. in Wien, 1909, Bd. lxxxiv., S. 666; (III.) Sitzber. d. Kais. Акад. и др., 1909, Bd. cxviii., Abt. I., S. 1337.
- [32] Richter, O., "Ernährung der Algen," 1911.
- [33] Роббинс, У. Дж., "Прямая ассимиляция органического углерода *Ceratodon purpureus*," Бот. Газ., 1918, lxx., с. 543-51.
- [34] Schindler, B., "Ueber den Farbenwechsel der Oscillarien," Zeitsch. f. Bot., 1913, v., pp. 497-575.
- [35] Ternetz, Charlotte, "Beiträge zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis*," Jahrb. f. Wiss. Bot., 1912, Bd. 51, S. 435.

III. Отношение водорослей к азоту.

- [36] Berthelot, "Recherches nouvelles sur les microorganismes fixateurs de l'azote," Comptes Rend., 1893, cxvi., pp. 842-49.
- [37] Bouilhac, R., "Sur la fixation de l'azote atmosphérique par l'association des algues et des bactéries," Comptes Rend., 1896, cxxiii., pp. 828-30.
- [38] Bouilhac and Giustiniani, "Sur une culture de sarrasin en présence d'un mélange d'algues et de bactéries," Comptes Rendus, 1903, cxxxvii., pp. 1274-76.
- [39] Charpentier, P. G., "Alimentation azotée d'une algue: Le Cystococcus humicola," Ann. Инст. Пастер, 1903, 17, стр. 321-34.
- [40] Fischer, Hugo, "Über Symbiose von Azotobacter mit Oscillarien," Centr. f. Bakt., 1904, xii.
- [41] Frank, B., "Über den experimentellen Nachweis der Assimilation freien Stickstoffs durch Erdbewohnende Algen," Ber. der D. Bot. Gesellsch., 1889, vol. vii., pp. 34-42.
- [42] Frank, B., "Ueber den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse der Assimilation elementaren Stickstoffs durch die Pflanze," Ber. der D. Bot. Гэс., 1889, vii., 234-47.
- [43] Frank, B., and Otto, R., "Untersuchungen über Stickstoff Assimilation in der Pflanze," Ber. der D. Bot. Ges., 1890, viii., 331-342.
- [44] Gautier and Drouin, "Recherches sur la fixation de l'azote par le sol et les végétaux," Compt. Ранд., 1888, cvi., стр. 1174-76; Общие выводы, стр. 1232.
- [45] Kossowitsch, P., "Untersuchungen über die Frage, ob die Algen freien Stickstoff fixiren," Bot. Zeit., 1894, Heft 5, S. 98-116.
- [46] Krüger, W., und Schneidewind, "Sind niedere chlorophyllgrüne Algen imstande, den freien Stickstoff der Atmosphäre zu assimilieren und Boden an Stickstoff zu bereichern?" Landwirtschaftliche Jahrb., 1900, Bd. 29, S. 771-804.
- [47] Мур, Бенджамин и Т. Артур Вебстер, "Исследования фотосинтеза в f.w.a." (I.) "Фиксация С и N из атмосферы с образованием органической ткани зеленой растительной клеткой"; (II.) "Питание и рост, вызываемые высокими газообразными разведениями простых органических соединений, таких как формальдегид и метиловый спирт"; (III.) "Питание и рост посредством высокого разведения CO₂ и оксидов N без доступа к атмосфере", Proc. Roy. Soc., Лондон, 1920, B. xci., стр. 201-15.
- [47a] Мур Б., Уайтли, Вебстер Т. А., профессор Рой. Соч., Лондон, Б., 1921; xcii., стр. 51-60.
- [48] Reinke, J., "Symbiose von Volvox und Azotobacter," Ber. der d. Bot. Гэс., 1903, Bd. xxi., S. 481.
- [49] Рассел, Э. Дж. и Ричардс, Э. Х., "Вымывание нитратов дренажными водами с необработанных земель", Журн. Сельскохозяйственные науки, 1920, том x, часть I.

[50] Schloesing, fils, and Laurent, E., “Recherches sur la fixation de l’azote libre par les plantes,” Ann. de l’Institut Pasteur, 1892, vi., pp. 65-115.

[51] Шрамм, Дж. Р., “Отношение некоторых травянисто-зеленых водорослей к элементарному азоту”, Энн. Мо. Бот. Гард., 1914, i, № 2.

[52] Ванн Ф. Б., “Фиксация азота зелеными растениями”, Амер. Journ. Бот., 1921, viii., с. 1-29.

ГЛАВА VII. ПОЯВЛЕНИЕ ГРИБКОВ В ПОЧВЕ.

Примечание.—Я в долгу перед моей покойной коллегой мисс Сибил С. Джусон, M.Sc., за разрешение включить неопубликованные данные наших исследований почвенных грибов.

В 1886 году Адаметц,[1] исследуя биохимические изменения, происходящие в почвах, выделил несколько видов грибов. Однако только с работой Удеманса и Конинга,[17] в 1902 году, когда были выделены и описаны сорок пять видов, большинство из которых были новыми для науки, началось настоящее изучение грибной флоры почвы. В настоящее время нет сомнений в том, что грибы составляют большую и очень важную часть постоянной популяции почвы, а определенные формы встречаются только в почве. Действительно, Такахаси[22] перевернул более ранние идеи, предположив, что споры грибка в воздухе происходят из почвенных форм. Большинство исследований по этому вопросу относятся, возможно, к одному или нескольким из трех классов: (а) чисто систематические исследования, такие как исследования Удеманса и Конинга,[17] Дейла,[5] Дженсена,[9] Ваксмана,[25a] Хагема,[8c] Ленднера,[12] и других, которые заключаются в выделении и идентификации видов из различных почв: (b) физиологические исследования, такие как исследования Хагема[8c] о мукоринах Норвегии, или многочисленные исследования биохимических изменений в почвах, вызываемых грибами, такие как исследования Мунца и Кудона,[15] Маклина и Уилсона,[15] Копелоффа,[11] Годдарда,[7] Макбета и Скейлса,[14] и других: (с) количественные исследования, такие как исследования Реми,[20] Фишер,[6] Раманн,[18] Ваксман,[25c] и Такахаси,[22], которые включают численные оценки грибной флоры в почвах.

Качественное исследование.

За очень редкими исключениями почвенные грибы не могут быть исследованы *in situ*, и необходимой основой любого качественного исследования является выделение организмов в чистой культуре. Большинство почвенных форм относятся к *несовершенным* грибам и часто проявляют значительную пластичность на искусственных средах. Это очень затрудняет их определение путем сравнения с типовыми гербарными образцами или опубликованными морфологическими диагнозами. Вследствие этого многим почвенным грибам нередко присваивались новые специфические названия, такие как *гумикола*, *террикола* и так далее, что является весьма неудовлетворительным и означает, что определения не имеют большого значения.

Кроме того, большинство искусственных сред представляют собой небольшие вариации на несколько общих и простых тем и очень избирательны, позволяя расти только определенной группе присутствующих грибов. Кроме того, многие грибы растут настолько медленно, что их вытесняют более быстро прорастающие или распространяющиеся формы, или, с другой стороны, они могут быть уничтожены продуктами метаболизма различных соседних колоний. Чрезвычайно избирательный характер обычно используемого метода проявляется, если систематически свести в таблицу все грибы, которые были зарегистрированы или описаны при исследованиях почвы. Из *фикомицетов* насчитывается пятьдесят шесть видов из одиннадцати родов; из *аскомицетов* двенадцать видов из восьми родов; и из *несовершенных* грибов, включая *актиномицеты*, но не стерильный *мицелий*, 197 видов из шестидесяти двух родов. Появления ржавчины и головни можно было бы и не ожидать, но тот факт, что из множества *базидиомицетов*, растущих в лесах и на лугах, ни один не должен был быть зарегистрирован, действительно поражает. Сначала считалось, что многие несовершенные грибы могут быть конидиальными стадиями *базидиомицетов*, но тщательные поиски среди форм, выделенных в Ротамстеде, до настоящего времени не выявили зажимных связей в гифах.

Поскольку различные виды почвенных грибов имеют разную оптимальную температуру, влажность и другие условия[3] не следует ожидать равномерного географического распределения. Об этом аспекте пока известно очень мало, но *Rhizopus nigricans*, *Mucor racemosus*, *Zygorrhynchus vuilleminii*, *Aspergillus niger*, *Trichoderma koningi*, *Cladosporium herbarum* и многие виды *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium*, *Alternaria* и *Цефалоспории* обычно обнаруживаются по всей Северной Америке и Европе, где бы ни были исследованы почвы. Виды *Aspergillus*, однако, по-видимому, более распространены в почвах южных регионов с умеренным климатом, а виды *Penicillium*, *Mucor*, *Trichoderma* и *Fusarium* более распространены в северных почвах.

Хорошо известно, что во многих растительных и животных сообществах существует определенный ритм, различные виды следуют друг за другом в регулярной последовательности в качестве доминантов в популяции. Хотя пока невозможно сделать какое-либо определенное утверждение, есть, по-видимому, признаки того, что это может быть справедливо и в отношении почвенных грибов.

Была проделана большая работа по распределению видов на разной глубине залегания в почве, но результаты по-прежнему сбивают с толку. Таким образом, исследовав восемнадцать видов, Годдард[7] не обнаружил разницы в относительном распределении вплоть до 5½ дюйма. Веркентин[26] обнаружил идентичные виды на глубине 1-4 дюйма, а затем отсутствие грибов на глубине 5-7 дюймов, что было самой большой глубиной, которую он исследовал. Ваксман[25] обнаружил небольшую разницу в первых шести дюймах, но очень мало видов ниже 8 дюймов, за исключением *Zygorrhynchus vuilleminii*, который простирался до 30 дюймов и часто был единственным видом, встречающимся ниже 12 дюймов. Тейлор[23] сообщил о разновидностях фузариоза практически на каждой глубине до 24 дюймов. Ратбун[19] обнаружил *Aspergillus niger*, *Rhizopus nigricans* и виды *Fusarium* и *Mucor* размером до 34 дюймов, а также *Oospora lactis*, *Trichoderma koningi*, *Zygorrhynchus vuilleminii* и виды *Penicillium*, *Spicaria* и *Saccharomyces* размером до 44 дюймов. Одиннадцать видов были выделены из пищеварительного тракта личинок и червей, и Ратбан пришел к выводу, что почвенные грибы могут распространяться этими организмами.

На незастроенном травяном участке в Ротамстеде двадцать видов были выделены с глубины 1 дюйм, девятнадцать - с 6 дюймов и одиннадцать - с 12 дюймов, тогда как на незастроенном участке поля ширококостной пшеницы двадцать шесть видов были получены с 1 дюйма, семь - с 6 дюймов и пять - с 12 дюймов. По-видимому, не было заметных различий между флорами двух участков, за исключением того, что на участке с широким стеблем было меньше мукоралей, а *Zygorrhynchus mœlleri* и *Absidia cylindrospora* отсутствовали. В образцах с травянистыми участками около половины форм, встречающихся на нижних уровнях, были выделены также с верхних уровней, но в образце с широколистным кустарником пять форм, выделенных с 12 дюймов, и пять из семи форм, встречающихся на 6 дюймах, встречались только на этих уровнях, т. е. На каждом из трех уровней, по-видимому, присутствовала специфическая флора. Разница в распределении глубины в этих двух случаях может быть связана с тем фактом, что на участке с широколиственными насаждениями твердая глинистая подпочва залегает на высоте 5-7 дюймов, тогда как на травянистом участке глубина залегания почвы превышает 12 дюймов. Необходимо проделать большую дальнейшую работу по этому аспекту, прежде чем можно будет прийти к какому-либо определенному выводу.

Имеется много разрозненной информации о влиянии типа почвы, внесения удобрений, обработки, обрезки и т.д. На содержание грибов, но из результатов пока не вытекает четкой проблемы. Хагем[8] обнаружил, что возделываемые почвы сильно отличаются от лесных по присутствующим видам мукора, и что некоторые виды, по-видимому, обитают в сходных условиях. Таким образом, в сосновых лесах обычно встречается мукор раманнианский вместе с *M. strictus*, *M. flavus* и *M. sylvaticus*, а также с этим “*M. Часто ассоциируются с Ramannianus Society*” *M. racemosus*, *M. hiemalis* и *Absidia orchidis*. Различия, обнаруженные Хагемом между видами мукора из лесов и возделываемых земель, однако, не могли быть подтверждены Веркентином.[26]

Дейл,[5] исследуя песчаные, меловые, торфянистые и черноземные почвы, обнаружил специфические различия, хотя многие виды были общими для всех. Почва, которую непрерывно удобряли в течение тридцати восьми лет одним только сульфатом аммония, содержала двадцать два вида, тогда как в той же почве с добавлением извести было только тринадцать видов. И Годдард[7], и Веркентин,[26] в своих исследованиях обнаружили постоянную и характерную грибковую флору независимо от типа почвы, обработки или внесения удобрений. [25] Исследования лесных почв, проведенные Ваксманом, показали небольшое количество видов *Mucor*, но много *Penicillium* и *Trichoderma*[2]; в почве сада не было видов *Trichoderma*, очень мало *Penicillium*, но большое количество видов *Mucor*; виды *Trichoderma* были распространены на кислых почвах, в то время как в обрабатываемой почве сада присутствовали все формы. Обследование участков с очень разным навозом на пшеничном поле с широколистной стружкой в Ротамстеде не выявило каких-либо разительных различий во флоре грибов, все более важные группы видов представлены на каждом участке, но значительные незначительные различия присутствуют. Таким образом, участок 13, удобренный двойными солями аммония, суперфосфатом и сульфатом калия, особенно богат “видами” *Trichoderma*, тогда как незастроенный участок содержит большое количество видов зеленого *Penicillium*, *Trichoderma* и вид *Botrytis* (пирамидальный?).

Влияние культуры на грибковую флору наблюдается в случаях, когда из года в год выращивается одна и та же культура, как в определенных районах выращивания льна, где виды фузариоза накапливаются в почве и, как правило, вызывают “болезнь льна”. [13]

Количественное исследование.

Поскольку невозможно подсчитать почвенные грибы *in situ*, любая оценка численности, присутствующей в почве, должна быть получена косвенным путем. Принятый метод заключается в том, чтобы приготовить как можно более мелкую суспензию известного количества образца почвы в известном количестве воды, разбавить ее до $\frac{1}{5000}$, $\frac{1}{10000}$ и т.д. С регулярными градациями, инкубировать кубические сантиметры конечного разведения на искусственных средах в чашках Петри и подсчитывать колонии грибов, развивающиеся в каждой чашке. Затем, используя средние показатели из серии дублирующих табличек, можно рассчитать количество "отдельных" грибов в грамме исходного образца почвы. Очень немногие студенты, которые провели количественные оценки, получили очень неудовлетворительные результаты. В бактериальных или протозойных расчетах встряхивание почвенной суспензии отделяет одноклеточных особей, так что в окончательных посевах каждая особь из почвы теоретически дает начало одной колонии на среде. В случае грибов организмы могут быть в форме одноклеточных или многоклеточных спор или больших или меньших масс одноклеточного или многоклеточного мицелия, различающихся для каждого конкретного вида или фазы развития внутри отдельного вида. Организмы могут быть стерильными в почве или образовывать плодовые тела, состоящие из нескольких или мириад локально или широко распространенных спор. В процессе встряхивания почвенной взвеси грибы различной организации или разных стадий развития могут быть раздроблены, а фрагменты раздроблены совершенно по-разному или в очень разной степени. У простейших и бактерий связь почвенной особи с колонией пластинок прямая; у грибов мы не знаем, что такое почвенная "особь" и одинакова ли она у разных грибов; и мы пока не можем с пользой обсуждать какое-либо существенное численное соотношение пластиночных колоний с почвенными организмами. Так, Конн[4] указал, что количество пластинок гриба указывает только на способность производить репродуктивные органы, и обнаружил, что споры одной колонии *Aspergillus*, если их равномерно распределить по килограмму почвы, могут давать среднее количество пластинок, полученное Ваксманом. Обильный вегетативный рост может у некоторых видов уменьшать или подавлять образование спор, так что из двух видов тот, который дает меньшее количество спор, действительно может быть гораздо более важным и обильным в почве. Кроме того, колонии, развивающиеся на конечных пластинках, представляют собой лишь несколько избранных грибов, присутствующих в образце почвы, поскольку *базидиомицеты*, без сомнения, многие другие формы отсутствуют. Кроме того, разные среды различаются между собой средним количеством колоний, развивающихся на пластинках, причем каждая среда дает, так сказать, свою собственную точку зрения. Так, в одном эксперименте, проведенном мисс Джусон в Ротамстеде с использованием той же почвенной суспензии, двадцать чашек с агаром Куна дали 357 колоний, с агаром Кука 246, с агаром Чапека 215 и с чернослизовым агаром 366. Таким образом, если бы использовали только агар Куна и чернослизовый агар, то получили бы в общей сложности 723 колонии, тогда как одна и та же суспензия на агаре Кука и агаре Чапека дала бы только 461, и расчетное количество грибов на грамм почвы было бы совершенно другим. Кроме того, если взять одну среду, то обнаружится, что незначительные изменения в степени кислотности могут привести к очень значительным различиям в конечных показателях. Таким образом, агар Куна, подкисленный до концентрации ионов водорода $5 \cdot 10^{-4}$, в результате четырех серий дал следующее среднее количество колоний на чашку, 17, 23-75, 18, 23. Однако, когда среду подкисляли до РН от $4 \cdot 10^{-4}$ до $4 \cdot 10^{-3}$, соответствующие средние значения из трех серий составляли 38, $46 \cdot 10^{-3}$ и $44 \cdot 10^{-8}$; т. е. Окончательные оценки количества грибов в почве

были примерно в два раза выше. Опять же, степень разбавления почвенной суспензии, используемой при нанесении покрытия, также может быть очень серьезным фактором. Таким образом, если ряд разведений быть изготовлены из $\frac{1}{80,000}$, $\frac{1}{40,000}$, $\frac{1}{20,000}$, $\frac{1}{10,000}$, $\frac{1}{5,000}$ и $\frac{1}{2,500}$, средняя пластина числа должны быть в пропорциях 1, 2, 4, 8, 16, и 32 соответственно. В реальном эксперименте были получены следующие средние номера пластин, 15·4, 32·8, 59·1, 104·0, 150, 224·5, которые показывают очень значительное снижение более высоких номеров. Однако, если производить разведение суспензии спор одного вида, этого уменьшения не происходит.

Это всего лишь три из очень многочисленных факторов, задействованных в методе количественной оценки, и каждый отдельный фактор может быть источником ошибок аналогичной величины, а незначительные колебания в операциях, приводящие к окончательному нанесению покрытий, оказывают очень значительное влияние на количество развивающихся колоний.

Путем критической оценки каждого конкретного фактора в методе и внесения статистических поправок, однако, было обнаружено, что можно получить серии дублирующих табличек, которые очень выгодно сравниваются, и, таким образом, извлечь определенные цифры, которые, хотя и не имеют какого-либо окончательного значения, все же имеют определенную общую и сравнительную ценность. Таким образом, 20·0, 18·2 и 16·8 были получены как средние значения для шести пластин почвенной суспензии, разделенной на три части, каждая, и номера отдельных пластин во всех трех сериях были в пределах нормального распределения. Значение этих численных оценок в отношении грибов на грамм образца почвы, однако, полностью гипотетическое, и для получения ценности количественное сравнение должно проводиться только между отдельными видами или группами видов, тесно связанных физиологически, и там, где методика стандартизирована.

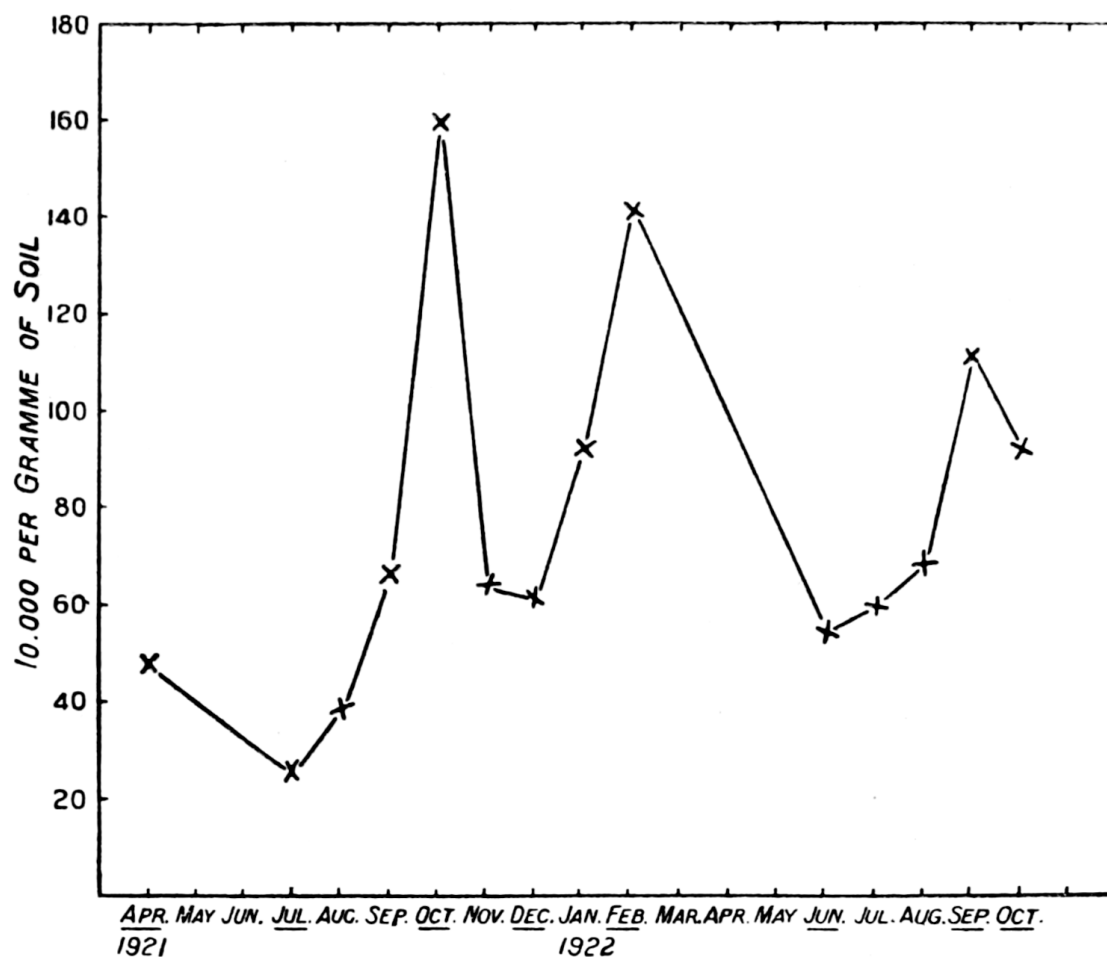


Рис. 19. Ежемесячные подсчеты количества грибов на грамм сухой почвы. Участок Бродболк 2 (навоз со двора фермы), Ротамстед.

Ось X: апрель. 1921 Май Июнь. Июль. Август. Сентябрь. Октябрь. Ноябрь. Декабрь. Январь. 1922 Февраль. Март. Апрель. Май Июнь. Июль. Август. Сентябрь. Октябрь.

Ось Y: 10000 на грамм почвы

Сравнительные оценки количества грибов в почвах разных регионов не проводились. Однако существуют определенные цифры, которые показывают, что существуют определенные сезонные различия. Таким образом, путем корректировки и усреднения некоторых результатов Ваксмана[25] получено следующее количество грибов на грамм почвы на глубине 4 дюйма: сентябрь - 768 000; октябрь - 522 000; ноябрь - 310 000; январь - 182 000. В Ротамстеде были получены результаты, которые, по-видимому, указывают на четкий сезонный ритм, соответствующий по времени своим максимумов осенью и весной периодичности, известной для многих других экологических сообществ (рис. 19).

Количество грибов на разных глубинах в почве демонстрирует очень четко выраженные различия. Распределение в верхних 4-6 дюймах, вероятно, в зависимости от глубины залегания почвы, более или менее равномерное, но количество грибов очень быстро уменьшается, особенно между 5-9 дюймами, пока на высоте 20-30 дюймов грибов не станет либо очень мало,

либо они вообще отсутствуют. Так, Такахаси[22] обнаружил 590 000 грибов на грамм на глубине 2 см. и всего 160 000 на 8 км длиной.

ТАБЛИЦА XIII.—ВЛИЯНИЕ ОБРАБОТКИ ПОЧВЫ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ГРИБОВ, ОПРЕДЕЛЯЕМУЮ ТАБЛИЧНЫМ МЕТОДОМ — (ПО ВАКСМАНУ).

Внесение удобрений в почву.	Реакция.	Количество грибов на грамм почвы.
	минералы	
Только полезные ископаемые	5·6	37,300
Сильно навозный	5·8	73,000
Нитрат натрия	5·8	46,000
Сульфат аммония	4·0	110,000
Минералы и известь	6·6	26,200
Сульфат аммония и известь	6·2	39 100

Тип почвы и ее обработка оказывают большое влияние на количество присутствующих грибов. Фишер[6] обнаружил, что навоз со двора фермы увеличивает количество грибов в необрабатываемом “Hochmoor”, культивируемом “Grunlandmoor” и глинистой почве в два, три и пять раз соответственно. Результаты Ваксмана[25] указывают на то, что более плодородные почвы содержат больше грибов, как по количеству, так и по видам, чем менее плодородные, и если усреднить его результаты, получаются следующие цифры: садовая почва - 525 000 на грамм; садовая почва - 250 000; луговая почва - 750 000; и лесная почва - 151 000. Недавно Ваксман[25e] обнаружил, что навоз и кислотные удобрения увеличивают количество грибов в почве, тогда как добавление извести уменьшает их (таблица XIII.).

Джонс и Мердок[10] исследовали поверхностные и подповерхностные образцы сорока шести почв, представляющих семнадцать типов почв в восточном Онтарио. Количество плесневых грибов было довольно однородным на всех почвах, за исключением супесчаного суглинка и песчано-глинистого сланца, в которых они отсутствовали.

Также часто указывалось, что кислые и переувлажненные почвы богаче грибами, чем обычные сельскохозяйственные почвы. С другой стороны, Браун и Халверсен[2] обнаружили, изучив шесть участков, получавших различную обработку, и изучали их в течение целого года, что количество грибов не зависело от влажности, температуры или обработки почвы. Против этого, однако, следует противопоставить работу Коулмана[3], который изучал активность грибов в стерильных почвах и обнаружил, что такие факторы, как температура, аэрация и подача пищи, оказывают решающее влияние.

Исследования в Ротамстеде показывают, что участок 13 Broadbalk, получающий двойные соли аммония, суперфосфат и сульфат калия с урожайностью 31 бушель с акра, и участок 2, получающий навоз со двора фермы с урожайностью 35· 2 бушеля, содержат примерно равное количество грибов. Этот показатель примерно вдвое выше, чем на участке 3, который не

обрабатывается и дает урожайность $12 \cdot 6$ бушелей, на участке 10, где используются только соли двойного аммония и урожайность 20 бушелей, и на участке 11, где используются соли двойного аммония и суперфосфат и урожайность $22 \cdot 9$ бушелей с акра. Однако основным фактором во всех подобных соображениях является равномерное распределение грибов по бокам в любой конкретной почве. Вероятно, мало найдется столь однородных почв, как участки Бродбок в Ротамстеде, а на участке 2 (навоз со двора фермы с 1852 года) пробы, взятые с нижнего и верхнего концов и средней области, показали среднее количество колоний на пластинке 24, 23 и 25 соответственно. С другой стороны, пробы почвы, взятые всего в нескольких ярдах друг от друга в средней части участка, показали среднее количество пластин 33·7 и 56·8.

Заключение.

Рассматривая в целом область, рассматриваемую в этой главе, можно только констатировать фрагментарный характер наших знаний и тот факт, что из-за избирательного характера метода имеющиеся у нас данные, если их считать репрезентативными, дают совершенно частичную и ошибочную картину почвенных грибов. С качественной точки зрения главным препятствием является невозможность получения надежных специфических определений очень многих почвенных грибов. Списки сомнительно названных форм из конкретных почв или географических регионов бесполезны или являются положительным злом, и существует настоятельная необходимость в систематизации выбранных родов по физиологическим критериям, как это частично было сделано для *Penicillium*, *Fusarium* и *Aspergillus*. Более того, до тех пор, пока не будет разработан стандартизированный и неизбирательный метод или ряд стандартизированных селективных методов для конкретных групп, сравнительные исследования конкретного распределения могут дать мало пользы. Эта последняя критика также очень применима, если обратить внимание на количественный аспект обработки почвы, поскольку прогресс здесь в значительной степени зависит от разработки стандартизированного метода фракционирования. Каждый отдельный фактор в этих методах нуждается в точном анализе, поскольку каждый из них допускает большую ошибку, и каждая ошибка многократно увеличивается в конечных результатах. В Ротамстеде многое было сделано в этом направлении, но многое еще предстоит сделать. Наконец, работая с отдельными видами в стерилизованной почве в стандартизированных условиях, необходимо проделать фундаментальную работу по изучению связи колонии пластинок с почвенным “индивидуумом”.

[1] Adametz, I., “Untersuchungen über die niederen Pilze der Ackerkrume,” Inaug. Diss., Leipzig, 1886.

[2] Браун П. Э. и Халверсен В. В., “Влияние сезонных условий и обработки почвы на бактерии и плесневые грибки в почве”, Iowa Agric. Expt. Sta. 1921, Отв. Бык., 56.

[3] Коулман Д. А., “Факторы окружающей среды, влияющие на активность почвенных грибов”, Почвоведение, 1916, т. 2.

[4] Конн Х. Дж., “Микроскопическое исследование бактерий и грибов в почве”, Нью-Йорк Агрик. Опытное издание, 1918, Бык. 64.

- [5] Дейл, Э., (a) "О почвенных грибах", Энн. Микол., 1912, 10; (b) "О почвенных грибах", Энн. Микол., 1914, 12.
- [6] Fischer, H., "Bakteriologisch-chemische Untersuchungen; Bakteriologischen Teil," Landw. Jahrb., 1909, 38.
- [7] Годдард Х. М., "Могут ли грибы, обитающие в сельскохозяйственных почвах, усваивать свободный азот?" Бот. Газ., 1913, 56.
- [8] Hagem, O., (a) "Untersuchungen über Norwegische Mucorineen I., Vidensk. Сельск. И., " Математика. Naturw. Klasse, 1907, 7; (b) "Untersuchungen über Norwegische Mucorineen II., Vidensk. Сельск. И., " Математика. Naturw. Klasse, 1910, 10.
- [9] Дженсен, К. Н., "Грибковая флора почвы", Нью-Йорк (Корнелл) Сельское хозяйство. Опытное издание, 1912, Бык. 315.
- [10] Джонс, Д. Х. и Мердок, Ф. Г., "Количественный и качественный бактериальный анализ образцов почвы, взятых осенью 1918 г.", Почвоведение., 1919, 8.
- [11] Копелофф, Н., "Влияние реакции почвы на аммонификацию некоторыми почвенными грибами", Почвоведение, 1916, 1.
- [12] Lendner, A., "Les Mucorinées de la Suisse," 1908.
- [13] Маннс С. Ф., "Грибы почвы, пораженной льном, и семян льна", диссертация, Н. Дак. Сельское хозяйство. Опыт. штат, 1903.
- [14] МакБет И. Г. и Скейлс Ф. М., "Разрушение целлюлозы бактериями и нитевидными грибами", Департамент США. Сельское хозяйство. Бур. Растениеводство., 1913, Бык. 266.
- [15] Маклин, Х. К. и Уилсон, Г. В., "Исследования аммонификации почвенными грибами", N.J. Agric. Опытное издание, 1914, Бык. 270.
- [16] Мюнц А. и Кудон Х., "Аммиачная ферментация земли", Сост. Rend. Академия наук. (Париж), 1893, 116.
- [17] Oudemans, A. C., and Koning, C.J., "Prodrome d'une flore mycologique, obtenue par la culture sur gelatin préparée de la terre humeuse du Spanderswoud, près de Bussum," Arch. Неэрланд. Точные науки и нац., 1902, с. ii., 7.
- [18] Ramann, E., "Bodenkunde," Berlin, 1905.
- [19] Ратбун, А. Э., "Грибная флора грядок с семенами сосны", Фитопат., 1918, 8.
- [20] Remy, T., "Bodenbakteriologischen Studien," Centr. f. Bakt., 1902, ii., 8.
- [21] Шербаков, К. Д., "Фузариоз картофеля", Нью-Йорк (Корнелл) Сельское хозяйство. Опытное издание, 1915, Том 6.
- [22] Такахаси Т., "О грибковой флоре почвы", Энн. Фитопат. Соч., Япония, 1919, 1.
- [23] Тейлор М. У., "Вертикальное распространение фузариоза", Фитопат., 1917, 7.

[24] Том, Ч., “Культуральные исследования видов *Penicillium*”, Департамент США. Сельское хозяйство. Животный мир Индии., 1910, Бык. 118.

[25] Ваксман С. А., (a) “Почвенные грибы и их деятельность”, Наука о почве., 1916, 2; (b) “Действительно ли грибы живут в почве и производят мицелий?” Наука, 1916, 44; (c) “Существует ли в почве какая-либо грибковая флора?” Наука о почве., 1917, 3; (d) “Важность воздействия плесени на почву”, Наука о почве., 1918, 6; (e) “Рост грибов в почве”, Наука о почве., 1922, xiv.

[26] Веркентин, Ф. К., “Грибковая флора почв Техаса”, Фитопат., 1916, 6.

ГЛАВА VIII. ЖИЗНЬ ГРИБОВ В ПОЧВЕ.

В предыдущей главе грибы рассматривались как множество специфических, но не функционирующих единиц в почве. Если, однако, их не рассматривать просто как инертные споровые загрязнения из воздуха, что в настоящее время уже несостоятельно, само их присутствие подразумевает существование бесчисленных жизненно важных взаимосвязей между организмами и окружающей их средой. С этой точки зрения исследования, рассмотренные в предыдущей главе, являются лишь необходимыми первыми шагами к пониманию связи почвенных грибов с живыми растениями и той роли, которую они играют в почвенном хозяйстве.

Отношение почвенных грибов к живым растениям.

Старые классификации грибов часто разделяли эти организмы на четыре категории — паразиты, сапрофиты, факультативные паразиты и факультативные сапрофиты, но чем дальше проводятся микологические исследования, тем яснее становится видно, что эти группы полностью искусственные. Вероятно, существует немного грибов, которые при определенных условиях не могут проникать в живые ткани, и, по-видимому, это только вопрос времени, когда, во всяком случае, подавляющее большинство грибов будет выращено на синтетических средах в лаборатории. С нашей нынешней точки зрения важность этого заключается в том факте, что грибы, живущие сапрофитно в почве, могут, при правильных условиях или присутствии какого-то конкретного растения-хозяина, стать паразитами или симбионтами, и наоборот, хорошо известные патогены могут вести сапрофитный образ жизни. Таким образом, пятнистость листьев огурца вызывается *Colletotrichum oligochætum*, и Бьюли[3] неоднократно выделял этот грибок из навоза теплиц и различных отходов. В своих ранних исследованиях Батлер[13] выделил многие паразитические виды *Pythium* из индийских почв, и присутствие *P. de Baryanum* в качестве почвенного сапрофита было подтверждено Басси, Питерсом и Ульрихом.[11] Де Брюн[17] недавно обнаружил, что большинство видов *фитофторы*, включая *P. erythroseptica* и *P. infestans*, могут жить как сапрофиты в почве, в то время как Пратт[53] выделил из целинных земель и пустынных почв различные грибы, которые вызывают заболевания картофеля. В 1912

году Дженсен[29] привел список из двадцати трех “факультативных паразитов”, выделенных из почвы, и это лишь малая часть тех, кого можно было бы перечислить сегодня.

Более того, Фрэнком[24] было показано много десятилетий назад, что лесной гумус - это не просто масса остатков животных и растений, но что значительная часть его органического вещества состоит из гифов грибов, которые разветвляются и проникают во все стороны. Быстро накапливаются доказательства того, что это справедливо и для большинства других почв, содержащих органическое вещество. Хорошо известно, что многие высшие растения живут в симбиотических или комменсальных отношениях с этими гумусовыми грибами, которые присутствуют в тканях хозяина в виде микоризы, и дальнейшие исследования служат только для того, чтобы показать широко распространенный и фундаментальный характер этих отношений. Таким образом, многие *базидиомицеты*[50] (виды *Tricholoma*, *Russula*, *Cortinarius*, *Boletus*, *Elaphomyces* др.) Имеют микоризную связь с различными широколиственными деревьями, такими как бук, орешник и береза[57], а также с различными хвойными и некоторыми *Ericales*. Другие *Ericales* демонстрируют эту связь с видами рода *Phoma*,[62] многими орхидеями, с видами *Rhizoctonia*[2] (или *Orcheomyces*[10]), в то время как *Gastrodia elata* содержит *Armillaria mellea*. [36] Определенные виды *Pteridophyta* и *Bryophyta* также известны некоторым микоризным грибам. Из многочисленных грибов, принимающих участие в этих микоризных взаимоотношениях, пока идентифицировано лишь небольшое количество, но нет никаких сомнений в том, что, возможно, большинство этих организмов следует рассматривать как истинные почвенные формы.[14] [45] Микологическая флора почвы, таким образом, играет важную роль в жизни многих высших форм растительности, и эти взаимоотношения являются очень плодотворным полем для изучения.

Связь грибов с почвенными процессами.

Великий цикл изменений, происходящих в почве, в результате которых органическое вещество постепенно трансформируется и снова становится доступным в качестве растительной пищи, полностью зависит от микроорганизмов. Еще десять лет назад считалось, что бактерии были, безусловно, самой важной группой, участвующей в возникновении этих изменений, но недавние исследования показали, что, во всяком случае, на определенных дугах этого великого органического цикла грибам, возможно, отводится не меньшая роль. Для наших целей жизнь грибов в почве может быть рассмотрена с трех точек зрения — их роли в разложении соединений углерода, соотношении азота и их роли в минеральных преобразованиях почвы.

Углеродные связи.

Первостепенное значение в углеродном обмене почвенных грибов имеет роль, которую играют в разложении целлюлозы, составляющей почти все структурные остатки тканей растений. Наши первые реальные знания по этому предмету были даны Ван Итерсоном[28] в 1904 году, когда он показал широкие масштабы разрушения целлюлозы грибами и разработал методы, с помощью которых были выделены пятнадцать форм, разлагающих целлюлозу, многие из которых с тех пор оказались обычными почвенными грибами. Три года спустя Аппель[1] опубликовал свой отчет о роде *Fusarium* и показал, что многие виды могут разрушать фильтровальную бумагу. Трудность была введена в 1908 году Шелленбергом,[60] который, работая с обычными почвенными формами, обнаружил, что разрушаются только гемицеллюлозы, а не чистая целлюлоза. Недавно это поддержал Отто,[48] но с практической

точки зрения обсуждение носит академический характер, поскольку количество чистой целлюлозы в растениях незначительно.

В 1913 году Макбет и Скейлс[43] показали, что значительное количество обычных почвенных грибов являются наиболее активными разрушителями целлюлозы, причем чистая осажденная целлюлоза и хлопок легко атакуются. Это было поддержано Макбетом в 1916 году,[42] в то время как Скейлс[59] обнаружил, что большинство видов *Penicillium* и *Aspergillus* разлагают целлюлозу, особенно там, где сульфат аммония является источником азота. Ваксман[65] протестировал двадцать два почвенных гриба и обнаружил, что одиннадцать разлагают целлюлозу быстро, а четыре медленно, в то время как Дашевска,[16] Ваксман,[66] [67] и другие пришли к выводу, что почвенные грибы играют более важную роль в разложении целлюлозы и в “гумификации”, чем почвенные бактерии. Шмитц[61] недавно показал, что бактерии, разрушающие целлюлозу, не играют важной роли в гниении древесины в естественных условиях.

Помимо целлюлозы, почвенные грибы атакуют практически все простые и сложные органические соединения углерода, и во многих случаях разложение происходит очень быстро.[26] Многие *актиномицеты*, *аспергиллы* и *пенициллы* являются активными расщепителями крахмала, и интересно отметить, что некоторые из сильнейших разлагателей целлюлозы (*Melanconium* sp., *Trichoderma* sp. и *фузарии*) выделяют мало диастазы.[66] *Мукоралы*, по-видимому, не разрушают целлюлозу, а могут использовать только пектиновые тела, моносахариды и частично дисахариды.[26] Докс и Нейдиг[19] показали, что различные виды *Aspergillus* и *Penicillium* способны поражать почвенные пентозаны. Русси,[58] Кохши,[24] Веркаде и Сенген,[64] и многие другие исследователи обнаружили, что жиры и жирные кислоты легко используются почвенными грибами в качестве пищи, а Кох и Олснер[33] недавно показали, что дубильные вещества легко усваиваются. Клекер,[32] Риттер,[56] и другие показали, что использование многих соединений углерода в значительной степени определяется источником азота и его концентрацией в плазме.

Поэтому, по-видимому, нет никаких сомнений в том, что разложение целлюлозы и других соединений углерода имеет первостепенное значение в жизнедеятельности почвенных грибов.

Соотношение азота.

В этом разделе мы рассмотрим проблемы фиксации и нитрификации азота, аммонификации и использования азотистых соединений почвенными грибами.

Поскольку почвенные грибы составляют столь значительную часть почвенной популяции, вопрос о том, могут ли они использовать свободный азот воздуха, имеет первостепенное значение. В течение последних двух десятилетий многие исследователи пытались решить эту проблему, часто изучая родственные или идентичные виды; но если обратиться к примерно тридцати исследованиям, опубликованным за этот период, окажется, что мнения разделились примерно поровну. Однако даже в тех исследованиях, где регистрировалась азотфиксация, количества очень незначительны, обычно они составляют менее 5 мг/мл. на 50 °с раствора и часто явно находятся в пределах экспериментальной погрешности. Лэтем,[37] однако, работая

над *Aspergillus niger*, зафиксировал вариации в диапазоне от потери азота 42·5 мг/ мл. до азотфиксации 205·1 мгрм. на 50°с среды. Тернец[63] обнаружил, что различные штаммы *Phoma radidis* могут фиксировать от 2·5 мгрмс. азота в самом низком случае - до 15·7 мгрм. в самом высоком - на 50 °с питательного раствора. Дуггар и Дэвис[20] сообщают, что *Phoma betæ* может фиксировать азот в количествах 7·75 мгрм. на 50 гр. среды. Последние авторы в очень умелой критике проблемы указывают на определенные возможные источники ошибок в предыдущих работах, и если проанализировать исследования, в которых фиксировалась азотфиксация, в свете этих критических замечаний, трудно не подумать, что, за исключением рода *Phoma*, хороших доказательств фиксации азота грибами не хватает. *Phoma betæ* является распространенным патогеном, поражающим свеклу, в то время как *P. radidis* является микоризной формой, обитающей в различных *Ericales*. Помимо этих точных количественных исследований, которые дали отрицательный вердикт, существует значительное количество положительных, но косвенных доказательств фиксации азота микоризными грибами,[55] и очень жаль, что большинство этих форм не были исследованы количественно. Поскольку на сегодняшний день имеются данные, следует заключить, что грибковая флора не играет никакой роли в прямом обогащении почвы азотом.

Столь же неясным является вопрос нитрификации и денитрификации почвенными грибами, но это результат скорее недостаточного изучения, чем множества неопределенных исследований. Прямая нитрификация или денитрификация не были установлены, но работа Лорана[38] и нескольких других исследователей, по-видимому, показывают, что почвенные грибы могут восстанавливать нитраты до нитритов.

Второе первичное соотношение азота, которое мы должны рассмотреть, - это процесс аммонификации. Аммонифицирующая способность почвенных грибов была впервые продемонстрирована Мунцем и Кудоном,[46] и Маршалом[40] в 1893 году, первый показал, что *Mucor racemosus* и *Fusarium Muntzii* давали большее накопление аммиака в почве, чем любая из тестируемых бактерий; а второй, что *Aspergillus terricola*, *Cephalothecium roseum* и другие почвенные грибы были активными аммонификаторами, особенно на кислых почвах. Шибата,[62] Перотти,[49] Хагем,[26] Каппен,[31] Лонис,[39] и другие наблюдали, что мочевины, дицианамид и цианамид разлагаются с выделением аммиака; и Хагем[26] зарегистрировал тот же процесс для пептонов, аминокислот и других органических соединений азота в растительных и животных остатках в почве. Последний автор считает почвенные грибы более важными аммонифицирующими агентами в почве, чем бактерии, с этим выводом согласны Маклин и Уилсон,[44] и, возможно, большинство более поздних исследователей. Маклин и Уилсон[44] обнаружили большие различия в аммонифицирующей способности различных почвенных грибов: *монилиевые* являются сильнейшими аммонификаторами, *аспергилловые* - самыми слабыми. Общие и видовые различия были подтверждены Коулманом,[15] Ваксманом,[67] и другими авторами. Ваксман и Кук[70] предположили, что такие вариации могут быть вызваны не врожденными различиями в метаболической активности нескольких организмов, а различиями во времени размножения, и что может существовать некоторая связь между спорогенезом и способностью накапливать азот. Копелофф[35] провел эксперименты по инокуляции стерилизованной почвы известным количеством спор и обнаружил, что, хотя количество накопленного аммиака увеличивалось с увеличением количества спор, пропорция была не прямой, а изменялась в зависимости от количества пищи. После первых пяти дней роста скорость выработки аммиака заметно менялась в двухдневном ритме, который, по-видимому, был обусловлен метаболизмом гриба, а не повторяющимися стадиями образования спор и

прорастания в истории жизни. Недавняя работа[66] показала, что количество выделяемого аммиака зависит от доступных источников углерода и азота. При отсутствии поступления углеводов белок подвергается атаке как на углерод, так и на азот, и поскольку требуется больше первого, выделяется много аммиака. Однако в дополнение к контролю содержания углерода и азота процесс аммонификации почвенными грибами тесно связан с физическими условиями. Работая с чистыми культурами, Маклин и Уилсон,[44] Коулман,[15] Копелофф,[35] Ваксман и Кук,[70] и другие студенты показали, что количество накопленного аммиака зависит от таких факторов, как присутствие фосфатов, период инкубации грибов, аэрация, влажность почвы, температура, степень кислотности почвы, тип почвы и так далее.

В том, что грибы занимают очень важное место в качестве аммонифицирующих агентов в почве, больше нельзя сомневаться, но еще предстоит рассмотреть вопрос о балансе прибыли или убытков, возникающих в результате их деятельности. Обычно считалось, что часть высвобождаемого аммиака используется самими грибами, но большая часть высвобождается и таким образом становится доступной для нитрифицирующих организмов. И Неллер[47], и Поттер со Снайдером[51] обнаружили, что типичные почвенные грибы, инокулированные в стерильную почву, росли с энергией, примерно равной росту, вызванному инокуляцией всей почвенной флоры. Во многом это объясняется тем фактом, что при стерилизации почвы теплом или определенными химическими веществами происходят разрушительные изменения, и выделяются вещества, особенно благоприятные для роста грибов. Этот факт необходимо иметь в виду при интерпретации результатов аммонификации и других исследований, в которых используется метод инокуляции грибов в стерилизованную почву. Во многих случаях это сводит на нет любое применение результатов к нормальным почвам, в то время как в других выводах необходимо принимать с некоторой сдержанностью. Во всех случаях Поттер и Снайдер[51] обнаружили, что грибы вызывали уменьшение количества нитратов, что количество аммиака не сильно менялось и что наблюдалось уменьшение количества растворимого небелкового азота. Спектр органических и неорганических азотистых соединений, используемых почвенными грибами, очень велик. Риттер[56] показал, что определенные формы могут использовать азот “свободной” азотной кислоты в среде; Риттер,[56] Хагем,[26] и другие, что почвенные грибы могут использовать аммиачный азот наравне с нитратным азотом, а Эренберг[21] пришел к выводу, что почвенные грибы играют более важную роль в образовании альбуминоидов из аммиака, чем бактерии. Эрлих[22] показал, что различные гетероциклические азотистые соединения и алкалоиды могут служить источниками азота для почвенных грибов, в то время как Эрлих и Якобсен[23] обнаружили, что почвенные грибы могут образовывать оксикислоты из аминокислот. Хагем,[26] Повах,[52] Бокорный,[6] [8] и другие утверждают, что для многих почвенных форм органические источники азота являются лучшими, чем неорганические, и что пептоны, аминокислоты, мочевины, мочевая кислота и т.д. Очень быстро усваиваются видами *слизи*, дрожжами и так далее. Буткевич,[12] и Докс[18] недавно обнаружили, что в зависимости от обстоятельств, какие соединения белковой молекулы могут быть использованы конкретными грибами, и что почвенные грибы могут использовать как amino-, так и амидокомплексы для образования аммиака. В 1919 году Боас[4] показал для *Aspergillus niger*, что при наличии ряда азотистых соединений гриб поглощает наиболее диссоциированные.

В сумятице разрозненных наблюдений за использованием азотистых соединений трудно проследить какую-либо четкую проблему. Ясно, что белки, аминокислоты и другие сложные органические соединения легко расщепляются почвенными грибами до аммиака, и, с другой

стороны, также ясно, что почвенные грибы широко используют аммиак и нитраты в качестве источников азота. На чьей стороне чаша весов, пока сказать невозможно.

Минеральные связи.

Хайнце[27] и Хагем[26] заявили, что почвенные грибы делают нерастворимые соединения кальция, фосфора и магния в почве растворимыми и доступными для растительной пищи; а Буткевич[12] использовал *Aspergillus niger* для определения доступности минеральных компонентов, но практически никакой работы по этим проблемам пока не проводилось. Еще один вопрос, по которому очень хотелось бы получить убедительные доказательства, - это роль почвенных грибов в процессах окисления железа и серы.

Здесь следует упомянуть о большом количестве щавелевой, лимонной и других кислот, образуемых некоторыми распространенными почвенными грибами, поскольку это имеет важное практическое значение. Образование кислоты частично зависит от вида гриба — даже в большей степени от физиологической расы внутри вида — и частично от субстрата, особенно от источника углерода.[5] [54] Интересно, что как группа *актиномицеты* образуют не кислоты из источника углерода, а щелочные вещества из источников азота.[69]

Борьба с почвенными грибами.

В предыдущих разделах была предпринята попытка быстро набросать основные очертания широко распространенных взаимоотношений почвенных грибов и фундаментальной роли, которую они играют в биохимических изменениях, происходящих в почве. Даже из этого обзора будет очевидно, что их появление имеет первостепенное значение в сельском хозяйстве, как когда они полезны, например, в микоризных отношениях, или как агенты, обеспечивающие доступность сложных органических материалов в качестве растительной пищи, так и когда они вредны, например, когда являются возбудителями болезней растений. Ясно, что если бы почвенные грибы можно было контролировать в интересах человека путем поощрения полезных форм и уничтожения вредных, в руки производителя растений была бы передана ценная власть. Определенные аспекты этого контроля, возможно, более грубые и разрушительные, уже осуществимы, в то время как более тонкие и конструктивные аспекты остаются возможностями завтрашнего дня.

Теоретически, метод контроля является избирательным в том смысле, что он направлен на определение одного или нескольких конкретных грибов, оставляя остальную флору нетронутой. Его наивысшее проявление наблюдается, возможно, при использовании чистых культур микоризных грибов для садоводческих целей, таких как выращивание орхидей, но нет причин, по которым это не следует делать для других целей в полевых условиях, аналогично тому, как используются культуры специальных штаммов клубеньковых организмов бобовых. Вторым аспектом является прямое стимулирование использования особых компонентов грибной флоры для определенных целей путем выборочного кормления. Так, в лабораторном эксперименте Макбет и Скейлс[43] зафиксировали увеличение в 2000 раз количества разрушающих целлюлозу и других почвенных грибов с помощью этого метода. Было отмечено, что активность почвенных грибов, такая как аммонификация, протеолиз и разложение углеводов, контролируется факторными равновесиями, и для специальных целей представляется целесообразным взвешивать баланс таким образом, чтобы отдавать предпочтение конкретным видам деятельности. Следующим шагом в этом направлении является контроль определенных

физических условий таким образом, чтобы активность определенных грибов могла быть ограничена. Профессор Л. Р. Джонс[30] и его коллеги из Мэдисона показали первостепенную важность контроля температуры почвы при определенных паразитарных взаимоотношениях; работа Гиллеспи и Херста[25] и более поздних сотрудников продемонстрировали, что паразитизм определенных видов и штаммов *Actinomyces* на картофеле обусловлен определенными диапазонами кислотности почвы; и известно много других взаимосвязей аналогичной природы. Данные в этом направлении быстро накапливаются и в определенных случаях уже пригодны для практического применения. В других случаях определенные почвенные грибы менее подвержены убедительному воздействию, и необходимо применять более радикальные меры лечения. Определенные химические вещества, непосредственно смешанные с почвой, увеличивают или уменьшают численность определенных грибов или групп грибов; в то время как эти организмы могут быть полностью удалены из почвы влажным или сухим нагреванием в течение определенного периода времени или обработкой сильнодействующими фунгицидами, такими как формальдегид. Хотя стерилизация почвы и грубая обработка другими способами практиковались десятилетиями, возможность более деликатной борьбы с почвенными грибами осознается только сейчас. Его конкретное выражение будет зависеть от прогресса, достигнутого в точном знании деятельности почвенных грибов в естественных и контролируемых условиях, баланса факторов окружающей среды, контролирующей любую конкретную функцию, и генетической природы встречающихся почвенных грибов. Каждый из этих аспектов является плодотворной областью исследования.

Отношение к плодородию почвы.

Из общего обзора исследований почвенных грибов, проведенных за последние два десятилетия, вытекают определенные вопросы. Казалось бы, очевидно, что грибы занимают, возможно, первостепенное место в качестве факторов разложения целлюлозы и, таким образом, могут быть главными агентами превращения растительных остатков в гумус и растворимые соединения, которые могут использоваться азотфиксирующими бактериями в качестве пищи. Кроме того, почвенные грибы являются очень важными аммонификаторами, но пока неясно, используется ли остаток высвобожденного аммиака самими грибами или он становится доступным нитрифицирующим бактериям. В последнем случае почвенные грибы играют важную косвенную роль в накоплении доступной растительной пищи в почве. С другой стороны, используя нитраты в качестве источников азота, грибы могут играть важную роль в истощении запасов азотистой пищи в почве, доступной для культурных растений. В-третьих, почвенные грибы, по-видимому, не принимают никакого участия в непосредственном обогащении почвы азотом. Таким образом, почвенные грибы, по-видимому, являются наиболее важным фактором в первой половине этого великого цикла, когда органические остатки снова становятся доступными в качестве органической пищи.

Изучение жизни грибов в почве производит впечатление бесконечно сложной серии движущихся равновесий, жизнедеятельность которых определяется как биологическими, так и физико-химическими условиями. Все эти факторы играют неотъемлемую роль в жизнедеятельности почвенных грибов и должны быть приняты во внимание, если мы хотим нарисовать истинную картину. Основные факторы можно разделить на следующие группы: Наиболее очевидными, пожалуй, являются природа и специфика грибов и относительный состав грибной флоры. Однако не менее важны количество и качество доступных пищевых продуктов и небиологическая среда, которая является результатом сложной серии физических

и химических изменений, происходящих в почве, причинно независимых от присутствующих организмов, которые взаимодействуют со столь же обширной серией изменений, возникающих в результате деятельности грибов. Наконец, необходимо учитывать взаимодействующую биологическую среду обитания наземных животных и растений, а также микроскопическую фауну и флору. Сложности таковы, что только применение принципов Бэконииана может их разрешить. Было положено начало изучению чистых культур почвенных грибов на синтетических средах, и накопилось много ценных данных, но, очевидно, невозможно применить результаты, полученные в такой работе, непосредственно к почве. Они остаются возможностями; в определенных случаях вероятностями, но не более того. Следующим шагом, который уже сделан и имеет большие перспективы, является исследование изменений, происходящих в стерилизованных почвах, инокулированных известными количествами одной или нескольких чистых культур определенных почвенных грибов. Такое интенсивное изучение отдельных факторов в стандартизированной естественной или искусственной почве, в которую был добавлен породистый гриб, является, пожалуй, наиболее плодотворным направлением прогресса. Однако во всей такой работе необходимо четко помнить о том факте, что стерилизованная почва и, тем более, искусственная почва, представляет собой комплекс, сильно отличающийся от обычной почвы, и что результаты, полученные в результате инокуляции таких почв, не применимы непосредственно к объяснению обычных почвенных процессов. В настоящее время не известно способа полной стерилизации почвы, который не нарушал бы первоначальный физико-химический баланс. Очевидно, что сложности таковы, что химик, физик и биолог должны сотрудничать, если мы хотим понять значение процессов и заложить прочную основу для будущего прогресса и практического применения.

[1] Appel, O., "Untersuchungen über die Gattung *Fusarium*," Mitt. Биология. Рейханштадт. Земля-у. Forstw., 1907, 4.

[2] Bernard, N., "L'évolution dans la symbiose. Les Orchidées et leurs Champignons commensaux," Ann. Sci. Nat. (Бот.), Сер. 9, 1909, 9.

[3] Бьюли У. Ф., "Антракноз огурца под стеклом", Журн. Мин. Агр. 1922, xxix.

[4] Boas, F., "Die Bildung löslicher Stärke im elektiven Stickstoff-Stoffwechsel," Ber. deut. bot. Гэс., 1919, 37.

[5] Boas, F., und Leberle, H., "Untersuchungen über Säurenbildung bei Pilzen und Hefen II.," Biochem. Ztschr., 1918, 92.

[6] Бокорный Т., "Производные бензола как источники питания", Центр. Физиол., 1917, 32.

[7] Бокорный Т., "Ферментация и ассимиляция сахара", Allg. Brau. Hopfen Zeit., 1917, 57.

[8] Bokorny, T., "Verhaltung einiger organischer Verbindungen in der lebenden Zelle," Pflügers Archiv., 1917, 168.

[9] Браун, П. Э., "Действие плесени на почвах", Наука, 1917, 46.

[10] Burgeff, H., "Die Wurzelpilze der Orchideen," Jena. 1909.

[11] Bussey, W., Peters, L., and Ulrich, P., "Ueber das Vorkommen von Wurzelbranderregern im Boden," Arb. Kais. Биология. Анст. Земля-у. Forstw., 1911, 8.

- [12] Буткевич В. С., “Аммиак как продукт превращений белков, вызываемых плесневыми грибами, и условия его образования”, Обзор статей дедье профессора К. Тимирязева, 1916.
- [13] Батлер Э. Дж., “Описание рода *Pythium* и некоторых *хитридиевых*”, Мем. Департамент сельского хозяйства Индия, 1907 г., Бот. Сер. 5, 1.
- [14] Christoph, H., “Untersuchungen über die mykotrophen Verhältnisse der Ericales und die Keimung von Pirolaceen,” Beihefte Bot. Центр., 1921, 28.
- [15] Коулман Д. А., “Факторы окружающей среды, влияющие на активность почвенных грибов”, Почвоведение, 1916, 2.
- [16] Dascewska, W., “Étude sur la désagrégation de la cellulose dans la terre de bruyère et la tourbe,” Univ. Genève, Inst. Бот., 1913, С. 8.
- [17] Де Брюн, Х. Л. Г., “Сапрофитная жизнь *фитофторы* в почве”, Meded. v. d. Landbouwhoogeschool Вагенинген, 1922, xxiv.
- [18] Докс, А. В., “Аминокислоты и микроорганизмы”, Вып. Академия наук штата Айова, 1917, 24.
- [19] Докс А. В. и Нейдиг Р. Э., “Пентозаны в низших грибах”, Журн. Биол. Хим., 1911, 9.
- [20] Дуггар Б. М. и Дэвис А. Р., “Исследования физиологии грибов. (I.) Азотфиксация”, Энн. Мо. Бот. Гард., 1916, 3.
- [21] Ehrenberg, P., “Die Bewegung des Ammoniakstickstoffs in der Natur,” Mitt. Landw. Inst., Breslau, 1907, 4.
- [22] Эрлих Ф., “Дрожжи, плесневые грибки, гетероциклические азотистые соединения и алкалоиды”, Биохимия. Ztschr., 1917, 79.
- [23] Ehrlich, F., and Jacobsen, K. A., “Über die Umwandlung von Aminosäuren in Oxysäuren durch Schimmelpilze,” Ber. Deut. Химия. Gesell., 1911, 44.
- [24] Frank, B., “Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze,” Ber. d. Deut. Бот. Gesell., 1885, 3.
- [25] Гиллеспи, Л. Дж. и Херст, Л. А., “Концентрация ионов водорода-тип почвы—обычная картофельная парша”, Наука о почве, 1918, 6.
- [26] Hagem, O., “Untersuchungen über Norwegische Mucorineen,” Vidensk. Сельск. И., математик. Naturw. Klasse, 1910, 7.
- [27] Heinze, B. H., “Sind Pilze imstande den elementaren Stickstoff der Luft zu verarbeiten und den Boden an Gesamtstickstoff anzureichen,” Ann. Микол., 1906, 4.
- [28] Van Iterson, C., “Die Zersetzung von Cellulose durch Aërobe Mikroorganismen,” Centr. f. Bakt., 1904, ii, 11.
- [29] Дженсен, К. Н., “Грибковая флора почвы”, Agric. Экспертный персонал. Корнелл, Булла, 1912, 315.

- [30] Джонс Л. Р., “Экспериментальная работа по изучению связи температуры почвы с болезнями растений”, Пер. Виск. Акад. наук, 1922, 20.
- [31] Kappen, H., “Ueber die Zersetzung des Cyanamids durch Pilze,” Centr. f. Bakt., 1910, ii, 26.
- [32] Klöcker, A., “Contribution à la connaissance de la faculté assimilatrice de douze espèces de levure vis-à-vis de quatre Sucres,” Compt. Rend. Травматологическая лаборатория, Карлсберг, 1919, 14.
- [33] Koch, A., und Oelsner, A., “Einfluss von Fichtenharz und Tannin auf den Stickstoffhaushalt des Bodens und seiner physikalischen Eigenschaften,” Centr. f. Bakt., 1916, ii, 45.
- [34] Kohshi, O., “Ueber die fettzehrenden Wirkungen der Schimmelpilze nebst dem Verhalten des Organfettes gegen Fäulnis,” Biochem. Ztschr., 1911, 31.
- [35] Копелофф Н., “Инокуляция и инкубация почвенных грибов”, Почвоведение, 1916, 1.
- [36] Кусано С., “*Gastrodia elata* и ее симбиотическая ассоциация с *Armillaria mellea*”, Журн. Колл. Сельскохозяйственный, Имп. Университет, Токио, 1911, iv.
- [37] Лэтем, М. Э., “Ассимиляция азота *Sterigmatocystis niger* и эффект химической стимуляции”, Torrey Bot. Булава, Булл. 1909, 36.
- [38] Laurent, “Les reduction des nitrates en nitrites par les graines et les tubercles,” Bull. Акад. рой. наук. Белг., 1890, 20.
- [39] Löhnis, F., “Ammonification of cyanamid,” Ztschr. f. Gärungsphysiol., 1914, v.
- [40] Marchal, E., “Sur la production de l’ammoniaque dans le sol par les microbes,” Bull. Акад. рой. наук. Белг., 1893, 25.
- [41] Mazé, P., Vila et Lemoigne, “Transformation de la cyanamide en urée par les microbes du sol,” Compt. Rend. Академия наук, Париж, 1919, 169.
- [42] Макбет, И. Г., “Исследования разложения целлюлозы в почвах”, Почвоведение, 1916, I.
- [43] Макбет И. Г. и Скейлс Ф. М., “Разрушение целлюлозы бактериями и нитевидными грибами”, Департамент США. Сельскохозяйственный журнал, Бур. Пл. Инд., 1913, Бык. 266.
- [44] Маклин, Х. К. и Уилсон, Г. В., “Исследования аммонификации почвенными грибами”, Нью-Джерси Агрик. Опытное издание, 1914, Бык. 270.
- [45] Melin, E., “Ueber die mykorrhizenpilze von *Pinus silvestris* (L.) und *Picea abies* (L.), Karst.” Svensk. Ботаник. Тидскр., 1921, xv.
- [46] Мюнц А. и Кудон Х., “Аммиачная ферментация земли”, Сост. Rend. Академия наук, Париж, 1893, 116.
- [47] Неллер, Дж. Р., “Исследования взаимосвязи между выработкой углекислого газа и накоплением аммиака почвенными организмами”, Почвоведение., 1918, 5.

- [48] Otto, H., "Untersuchungen über die Auflösung von Zellulosen und Zellwänden durch Pilze," Dissert., Berlin, 1916.
- [49] Perotti, B., "Über das physiologische Verhalten des Dicyanamides mit Rücksicht auf seinen Wert als Düngemittel," Centr. f. Bakt., 1907, ii, 18.
- [50] Peyronel, B., "Nuovi casi di rapporti micorizici tra Basidiomiceti e Fanerogame arboree," Bull. Soc. Bot. Итал., 1922.
- [51] Поттер Р. С. и Снайдер Р. С., "Образование двуокиси углерода плесневыми грибами, инокулированными в стерильную почву", Почвоведение, 1918, 5.
- [52] Повах, А. Х. В., "Критическое исследование определенных видов *муко*ра", Бык. Torrey Bot. Клуб, 1917, 44.
- [53] Пратт, О. А., "Почвенные грибы в связи с болезнями ирландского картофеля в Южном Айдахо", Журн. Сельскохозяйственное издание, 1918, 13.
- [54] Райстрик Х. и Кларк А. Б., "О механизме образования щавелевой кислоты *Aspergillus niger*", Biochem. Journ., 1919, 13.
- [55] Райнер, М. К., "Фиксация азота у *Ericaceae*", Бот. Gaz., 1922, 73.
- [56] Риттер Г. Э., "Вклад в физиологи плесневых грибов", Воронеж, 1916.
- [57] Rosseels, E., "L'influence des microorganismes sur la croissance des végétaux supérieurs," Bull. Soc. Центральный лес. Белг., 1916, 23.
- [58] Roussy, A., "Sur la vie des champignons en milieux Gras," Compt. Rend. Академия наук, Париж, 1909, 149.
- [59] Скейлс, Ф. М., "Ферменты *Aspergillus terricola*", Журн. Биол. Хим., 1914, 19.
- [60] Schellenberg, H. C., "Untersuchungen über das Verhalten einiger Pilze gegen Hemizellulosen," Flora, 1908, 98.
- [61] Шмитц Х., "Отношение бактерий к ферментации целлюлозы, вызванной грибами, с особым упором на гниение древесины", Ann. Мо. Бот. Гард., 1919, vi.
- [62] Shibata, K., "Über das Vorkommen vom Amide spaltenden Enzymen bei Pilzen," Beitr. Химия. Физиол. ун-т, 1904, 5.
- [63] Ternetz, C., "Über die Assimilation des atmosphärischen Stickstoffs durch Pilze," Jahrb. f. wiss. Бот., 1907, 44.
- [64] Веркаде П. Э. и Сенген Н. Л., "Способность цис- и транс-изомерных ненасыщенных кислот атаковаться плесенью", Центр Ф. Бакт., 1920, ii, 50.
- [65] Ваксман С. А., "Почвенные грибы и их деятельность", Наука о почве, 1916, 2.

- [66] Ваксман С. А., “Влияние доступных углеводов на накопление аммиака микроорганизмами”, Журн. Амер. Хим. соц., 1917, 39.
- [67] Ваксман С. А., “Протеолитические ферменты почвенных грибов и *актиномицетов*”, Журн. Бакт., 1918, 3.
- [68] Ваксман С. А., “О метаболизме *актиномицетов*”, Сборник научных трудов. Амер. Бакт. Аннотация Бакт., 1919, 3.
- [69] Ваксман С. А., “Влияние реакции почвы на рост *актиномицетов*, вызывающих паршу картофеля”, Почвоведение, 1922, xiv.
- [70] Ваксман С. А. и Кук Р. К., “Исследования инкубации с почвенными грибами”, Почвоведение, 1916, 1.

ГЛАВА IX.

ФАУНА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ПОЧВЫ (КРОМЕ ПРОСТЕЙШИХ).

Почвенные микроорганизмы были полностью рассмотрены в предыдущих главах этого тома. Теперь остается рассмотреть фауну беспозвоночных животных, отличных от простейших, которые обитают в той же среде. Прежде всего, необходимо определить, какие группы беспозвоночных животных следует рассматривать как относящиеся к категории почвенных организмов. Последнее выражение имеет довольно широкое применение и для настоящей цели используется для обозначения любого организма в своем роде, который на некоторой стадии или стадиях своего жизненного цикла обитает на поверхности почвы или под ней. Будет очевидно, что при столь всеобъемлющем определении тесная связь этих животных с почвой будет варьироваться в очень широких пределах. Некоторые животные проходят весь свой жизненный цикл в почве; другие присутствуют только в течение ограниченной фазы и не обязательно в трофическом состоянии, но поскольку их появление постоянно, их нельзя полностью исключить из рассмотрения.

В отличие от групп организмов, о которых говорилось на предыдущих страницах, почвенные беспозвоночные, как правило, не поддаются исследованию в питательных средах. Как следствие, гораздо труднее добиться в лаборатории такого же контроля над условиями окружающей среды. Этот факт сам по себе в значительной степени объясняет, почему интерпретации полевых наблюдений в области экологии животных обычно не подвергались проверке лабораторными экспериментами. Изучение экологии животных в той мере, в какой это касается обитателей почвы, зародилось совсем недавно. Пока еще не пройден предварительный этап каталогизации эмпирических данных, и потребуется большая работа, прежде чем будут поняты различные факторы, управляющие фактически наблюдаемыми явлениями.

Из-за скудости доступной информации эта глава в основном основана на наблюдениях, проведенных в Ротамстеде. Его цель состоит не столько в попытке оценить фауну

беспозвоночных почвы, сколько в том, чтобы предложить направление экологической работы, требующее исследования на сушах многих различных типов.

Метод исследования почвенной фауны.

Метод, принятый в Ротамстеде, заключается в еженедельном отборе проб почвы с определенной территории в течение двенадцати месяцев. Каждый образец представляет собой куб почвы со стороной девять дюймов и общим объемом 729 кубических дюймов. Пробы отбираются с помощью устройства, состоящего из четырех железных пластин, которые заглубляются в грунт на необходимую глубину так, чтобы образовать нечто вроде ящика, в который помещается куб почвы (*видео Morris, 1922 A*). Затем последний снимается слоями, каждый слой для этой цели перекалывается в отдельный пакет. После извлечения полной пробы остается пять мешков, содержащих слои почвы, взятые с поверхности на глубину 1 дюйм, от 1 "до 3", от 3"до 5", от 5"до 7" и от 7"до 9" соответственно. Ниже глубины 9 дюймов образцы не отбирались.

Полученный таким образом образец может быть постепенно измельчен вручную на мелкие фрагменты и при необходимости исследован под бинокулярным микроскопом на наличие более мелких организмов. Эта процедура, однако, очень утомительна и была заменена использованием аппарата, состоящего из серии из трех сит с ячейками уменьшающегося размера (*видео Morris, 1922*). Почва промывается через эти сита струей воды, а ячейки последнего сита достаточно малы, чтобы удерживать все присутствующие организмы, за исключением самых мельчайших, и в то же время они позволяют уносить мельчайшие частицы почвы. При желании сточные воды можно пропустить через мешок или сито из скрепляющего шелка, чтобы собрать такие организмы, которые могли пройти через третье сито.

В дополнение к фактическому отбору и исследованию образцов проводится ботанический обзор исследуемой территории; также требуются химические и механические анализы почвы. Кроме того, необходимо снять показания температуры почвы, чтобы определить содержание влаги в взятых образцах и количество органических веществ, которые они содержат.

Группы беспозвоночных, представленные в почве.

Различные группы беспозвоночных, представленные в почве, могут быть кратко перечислены в зоологическом порядке.

Нематода.—Нематоды, или нитевидные черви, являются в основном паразитами животных, тем не менее на определенных стадиях своего развития они обычно ведут независимое существование в почве. Многочисленные мелкие виды, принадлежащие к семейству *Anguillidae*, или червей-угрей, составляют определенный компонент почвенной фауны; как правило, они свободноживущие и непаразитические. Однако некоторые представители этого семейства являются врагами культурных растений.

Кольчатые черви.—Наземные кольчатые черви почти полностью относятся к отряду *Oligochaeta*, большинство из которых - дождевые черви (*Terricolae*), весь жизненный цикл которых проходит в пределах почвы. Маленькие белые черви семейства *Enchytraeidae* принадлежат к водной секции (*Limicolae*) отряда, но у них есть различные представители, которые в изобилии водятся во влажной почве, содержащей органические вещества.

Моллюск.—Наземные моллюски включены в подотряд *легочных брюхоногих моллюсков*. Эти организмы, к которым относятся улитки (*Helicidae*) и слизни (*Limacidae*), регулярно откладывают яйца во влажную землю. Слизни часто используют почву в качестве места обитания, покидая ее для кормления только при наличии достаточной влажности. Они являются частыми потребителями растительности, за исключением *тестациеллы*, которая является плотоядной.

Ракообразные.—Несколько видов ракообразных, обитающих в почве, принадлежат к отряду *Isopoda*, семейству *Oniscidae*, которых в народе называют “мокрицами”, “слейтерами” и т.д.

Многоножка.—*Диплоподы* или многоножки являются врагами различных сельскохозяйственных культур и обычными обитателями почвы. *Чилоподовые* или многоножки обычно менее многочисленны и являются плотоядными. Мельчайшие *сочленения* часто бросаются в глаза, но имеют второстепенное значение.

Insecta.—Насекомые составляют доминирующий элемент фауны беспозвоночных. Виды-фитофаги пожирают подземные части растений, и яркими примерами являются личинки *Melolontha*, *Agriotes* и *Tipula*. Сапрофаговые формы в изобилии представлены *коллемболами*, а также многочисленными личинками *двукрылых* и *жесткокрылых*. Примером хищных видов, охотящихся на других представителей почвенной фауны, являются *карабиды* и многие личиночные *двукрылые*. Паразитические виды проходят свои личиночные стадии на телах других организмов или внутри них. Группы *перепончатокрылых* и семейство двукрылых *Tachinidae*, которые демонстрируют эту привычку, составляют, наряду с хищными формами, один из важнейших природных факторов, контролирующих размножение насекомых. Существуют также насекомые (муравьи и другие виды *острокрылых перепончатокрылых*), которые используют почву в качестве подходящей среды для строительства своих жилищ или выводковых камер, не обязательно добывая себе пищу из почвы. Наконец, существует множество насекомых, особенно *чешуекрылых*, которые прибегают к почве только с целью окукливания. Таким образом, фауна насекомых представляет собой тесно взаимосвязанный биологический комплекс; для обсуждения и перечисления ее представителей можно обратиться к работам Камерона (1913, 1917) и Морриса (1921, 1922 а).

Паукообразные.—Двумя основными классами, представленными в почве, являются *Areinida*, или пауки, и *Acarina*, или клещи. *Ареиниды*, которые, как хорошо известно, являются плотоядными, являются незначительной составляющей фауны. *Акарины*, с другой стороны, многочисленны и демонстрируют широкий спектр пищевых привычек; большинство почвенных форм, вероятно, плотоядны и ведут либо свободноживущий, либо паразитический образ жизни.

Количество присутствующих организмов и их распределение по глубине.

При расчете количества беспозвоночных, обычно присутствующих в данном типе почвы, принятый метод заключается в индивидуальном подсчете всех таких организмов, которые встречаются в каждом образце серии, взятом в течение двенадцати месяцев. Этот метод значительно снижает количество ошибок, обусловленных сезоном года и возможным отклонением одной или нескольких выборок от среднего значения. Если общая численность этих организмов известна по взятым образцам, становится простой процедурой получить их приблизительное количество на акр.

ТАБЛИЦА XIV.
(Основано на Morris, 1922 A.)

	незаконченный сюжет.	Навозный участок.
Насекомые	2,474,700	7,727,300
более крупные нематоды и <i>Oligochæta Limicolæ</i>	794,600	3,600,400
Myriapoda—		
Diplopoda	596,000	1,367,000
при	215,400	208,700
Symphyla	64,000	215,500
общая	875,400	1,791,200
<i>Oligochæta (Terricolæ)</i>	457,900	1,010,100
арахниды—		
Клещ	215,400	531,900
<i>Areinida</i>	20,200	20,200
Общая	235,600	552,100
Ракообразных (Равноногих Ракообразных)	33,700	80,800
Моллюсков (Цисту)	13,500	33,700
Общая Беспозвоночные	4,885,400	14,795,600

MANURED PLOT

CONTROL PLOT

0-1"			
1"-3"			
3"-5"	4,774,406	INSECTA	1,794,611
5"-7"		EXCEPT FORMICIDAE	
7"-9"			
0-1"			
1"-3"			
3"-5"	1,781,143.	"MYRIAPODA"	878,787
5"-7"			
7"-9"			
0-1"			
1"-3"			
3"-5"	1,010,101	OLIGOCHAETA (TERRICOLAE)	457,912
5"-7"			
7"-9"			
0-1"			
1"-3"			
3"-5"	531,986	ACARINA	215,488
5"-7"			
7"-9"			

Depth

No. per acre

No. per acre

Рис. 20. Распределение по глубине наиболее важных групп почвенных беспозвоночных на обработанных и не обработанных (или контрольных) участках в Ротамстеде. (Из Морриса, “Анналы прикладной биологии”, том ix., № № 3 и 4, издательство Кембриджского университета.)

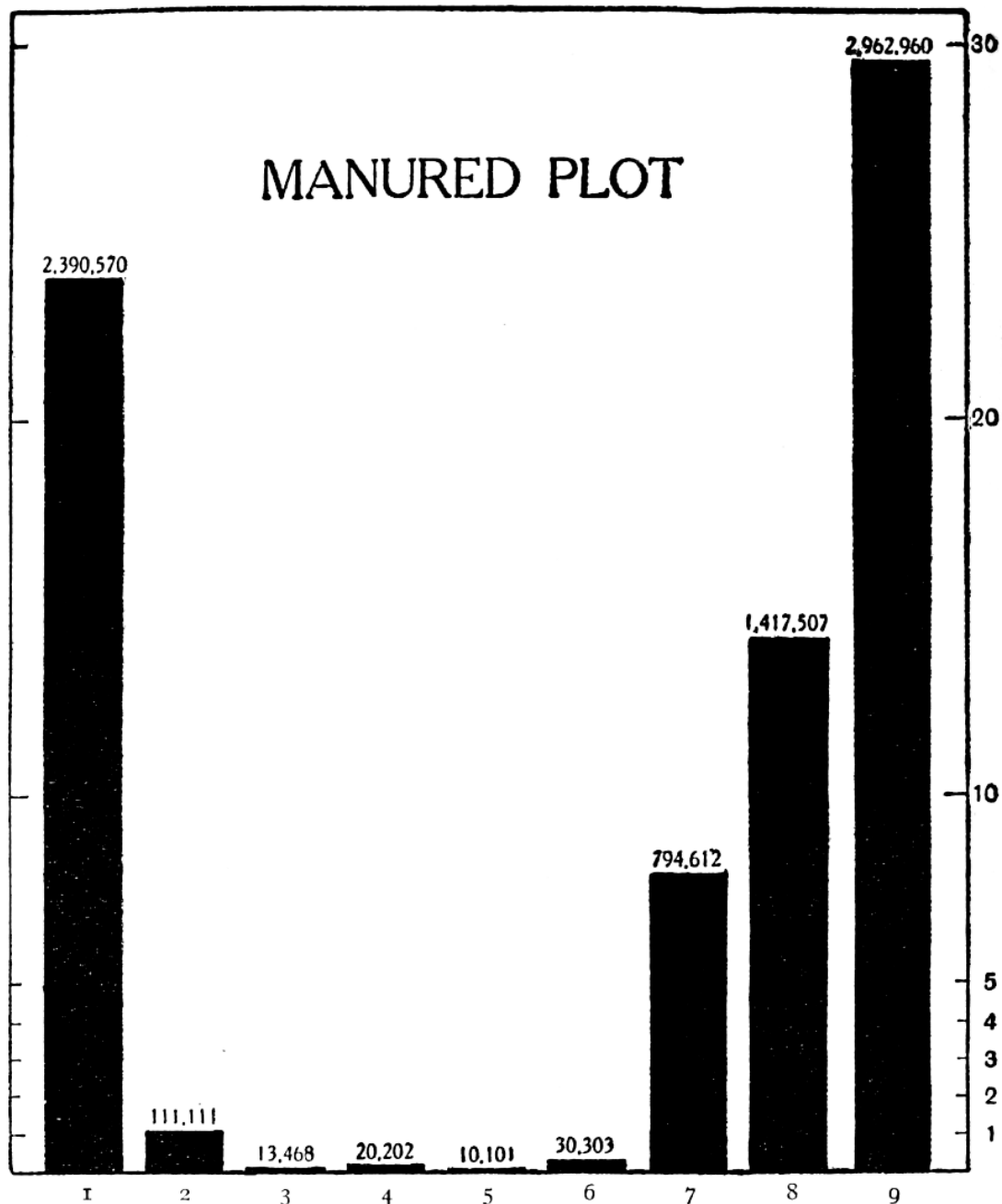
Таблица XIV. представляет численную оценку фауны беспозвоночных на двух участках пахотных земель в Ротамстеде. Почва глинистая с примесью кремня, перекрывающего мел, и земля, о которой идет речь, в течение восьмидесяти лет использовалась для непрерывного возделывания пшеницы; на один участок (№ 3) ежегодно вносится навоз из расчета 14 тонн на акр, а другой участок (№ 2) не получает ни естественных, ни искусственных удобрений. Важной особенностью при сравнении фауны двух участков является значительное увеличение численности организмов за счет добавления навоза. С точки зрения распределения по глубине, **рис. 20** ясно демонстрирует, что основная часть фауны сосредоточена в первых трех дюймах почвы. За исключением *акарины*, очевидно, что границы вертикального распространения простираются ниже исследованной глубины в девять дюймов, хотя количество организмов, которые могут присутствовать, незначительно. *Олигохеты*, или настоящие дождевые черви, встречаются в почве Ротамстеда в количестве, значительно превышающем цифры, приведенные Дарвином, который цитировал наблюдения Хенсена. Последний орган подсчитал, что на акре садовой почвы насчитывалось 53 767 дождевых червей, и подсчитал, что примерно половина этого количества будет присутствовать на акре кукурузного поля. В ходе исследований в Ротамстеде их численность превысила оценку Хенсена более чем в 16 раз на незастроенных землях и более чем в 36 раз на удобренных.

На участке пастбищ в графстве Чешир несколько насекомых встречались на глубине ниже 2 дюймов, и они достигли предела своего вертикального распространения на высоте 6 дюймов или около того. Их количество (3 586 000 на акр) значительно превышает количество на необработанных пахотных землях в Ротамстеде.

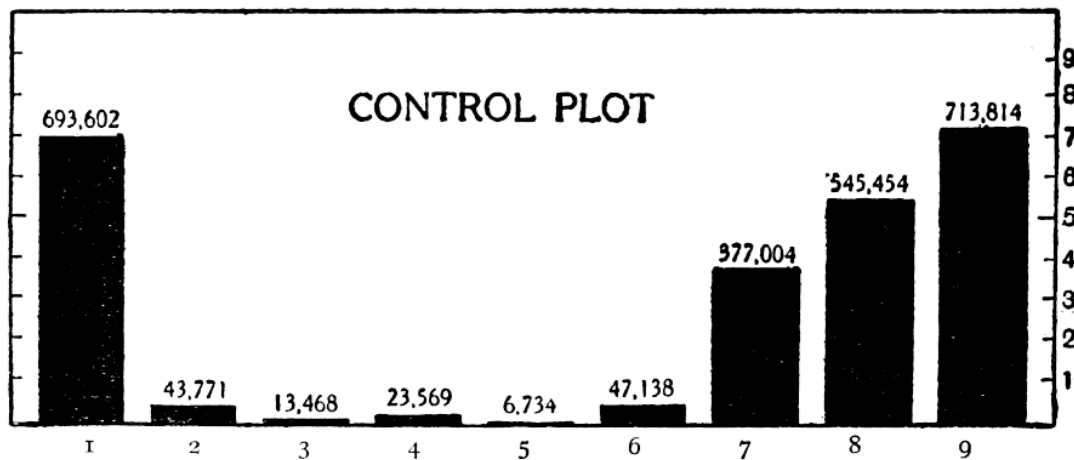
100,000 per acre

100,000 per acre

MANURED PLOT



CONTROL PLOT

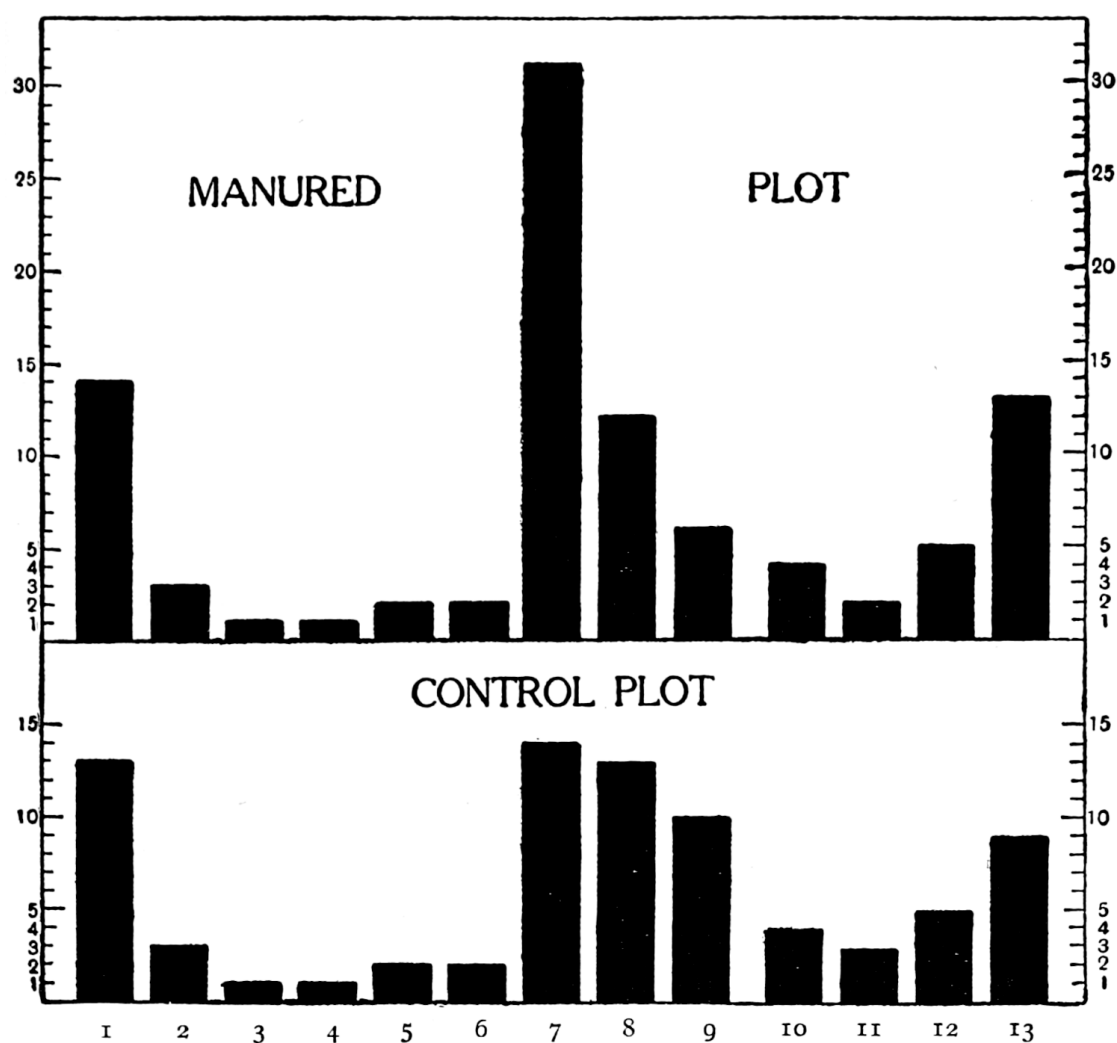


1, Коллембола; 2, *Thysanura*; 3, Прямокрылые; 4, *Thysanoptera*; 5, Полукрылые; 6, Чешуекрылые; 7, Жесткокрылые; 8, Двукрылые; 9, Перепончатокрылые.

Рис. 21. Количество особей различных отрядов насекомых на удобренных и необработанных пахотных землях в Ротамстеде. (Из Морриса, “Анналы прикладной биологии”, том ix., № № 3 и 4, издательство Кембриджского университета.)

Доминирование определенных видов и групп.

На рис. 21 приведен численный анализ различных отрядов насекомых, представленных в почве Ротамстеда. Господство перепончатокрылых и коллемболы почти полностью обусловлено появлением в больших количествах трех видов, а именно муравья *Myrmica laevinodis* и коллемболы, *Onychiurus ambulans* и *O. fimetarius*. На незастроенном участке эти две коллемболы составляли 13 процентов. на долю насекомых и видов муравьев приходилось почти 28 процентов. На загрязненном участке они составляли соответственно 27 %. и 36%. от числа присутствующих насекомых. Следующими по численному превосходству являются личиночные двукрылые, в основном принадлежащие к семействам *Cecidomyiidae*, Хирономиды и мицетофилиды. За двукрылыми следуют жесткокрылые, наиболее распространенными представителями которых являются личиночные элатериды (проволочники).



1, *Collembola*; 2, *Thysanura*; 3, *Orthoptera*; 4, *Thysanoptera*; 5, *Hemiptera*; 6, Чешуекрылые; 7, Жесткокрылые; 8, Двукрылые; 9, Перепончатокрылые; 10, *Diplopoda*; 11, *Chilopoda*; 12, *Areinida*; 13, Акарина.

Рис. 22. Количество видов различных отрядов беспозвоночных, присутствующих на обработанных и не обработанных (или контрольных) участках в Ротамстеде. (Из Морриса, "Анналы прикладной биологии", том ix., № № 3 и 4, издательство Кембриджского университета.)

С точки зрения количества присутствующих видов (рис. 22), жесткокрылые занимают первое место; на незастроенном участке к ним вплотную приближаются коллемболы и двукрылые.

Следующей группой организмов после насекомых по количеству особей являются более мелкие черви. Трудности, связанные с видовой идентификацией этих организмов, велики, и в настоящем обзоре нематоды и все более мелкие олигохеты не были разделены.

Обилие многоножек в основном связано с преобладанием диплопод, которые представлены четырьмя видами. Чилоподовые почти полностью состоят из одного вида *Geophilus longicornis*.

Доминирующей группой *паукообразных* является *акариновые* семейства *Gamascidae*, которые представлены примерно дюжиной видов.

Классификация почвенных беспозвоночных по способам питания.

	фитофаговый	Сапро- фаговый.	Плотоядный. человек.	Гетеро- фагозный.
Незастроенный участок	14	48	13	20
Незастроенный участок	13	58	9	20

С точки зрения фауны в целом зоологическая классификация почвенных беспозвоночных имеет значение только тогда, когда различные группы анализируются в соответствии с пищевыми привычками их представителей. Все животные прямо или косвенно зависят в своем питании от растений. Для настоящей цели они разделены на четыре категории, и положение каждого класса животных в схеме основано на привычках его главных представителей в почве. Однако определенная информация по этому вопросу не всегда доступна, и можно получить лишь приблизительные оценки. В таблице выше процентное соотношение количества особей, присутствующих на двух участках, исследованных в Ротамстеде, приведено для каждого типа питания.

Следует иметь в виду, что эти оценки применимы только к средним условиям; вспышка заболевания вредителями растений в течение какого-либо одного года, естественно, должна существенно изменить приведенные пропорции. Организмы-фитофаги представлены определенным количеством *насекомых* вместе с легочным *моллюском*. Плотоядные формы, которые в основном полезны с точки зрения сельского хозяйства, включают *Insecta*, вместе с *Chilopoda*, многими *акаринами* и *ареинидами*. Сапрофаговые формы составляют доминирующий элемент почвенной фауны. Более 30% представители *Insecta* проявляют эту привычку, которая также является доминирующей у *Oligochæta*, *Symphyla* и у многих почвенных *нематод*. Гетерофагные виды включают в себя все виды с несколько пластичным поведением; по большей части они являются сапрофагами, но, с другой стороны, значительная часть видов нападает на растущие растения или проявляет оба образа жизни. В эту категорию включены определенное количество *насекомых*, *диплопод*, *изопод* и некоторые *акарины*.

Влияние факторов окружающей среды на почвенных беспозвоночных.

Поскольку животные наделены способностью к самостоятельному передвижению, они не обязательно привязаны к окружающей среде в той же степени, что растения. Исследование влияния факторов окружающей среды рано или поздно включает в себя изучение тропизмов соответствующих животных. До тех пор, пока они не будут должным образом поняты, вряд ли возможно прийти к каким-либо точным выводам относительно их поведения в почве. Насекомые, например, реагируют на раздражители различных и часто, казалось бы, незначительных сил, действующих на их органы чувств. Такие реакции известны как хемотропизм, фототропизм, гидротропизм, термотропизм и так далее в зависимости от природы раздражителей. Тропизмы являются автоматическими и, поскольку они различают ощущения, независимы от какого-либо выбора и, следовательно, от психических явлений. Автоматизм

животных, однако, не отличается жесткостью механического автоматизма. Дифференциальная чувствительность, жизненные ритмы или периодичность и т.д. Являются другими важными аспектами поведения животных.

Факторы окружающей среды, особенно влияющие на популяцию насекомых в почве, обсуждались Камероном (1917) и Гамильтоном (1917), а некоторые более широкие аспекты экологии животных - Адамсом (1915) и Шелфордом (1912). Эти факторы настолько многочисленны и настолько взаимосвязаны, что в имеющемся пространстве можно лишь кратко остановиться на них. Как и следовало ожидать, почвы с легкой и открытой текстурой являются наиболее посещаемыми почвенными насекомыми при равных питательных и других факторах. Кроме того, уже было показано, что на пахотных землях насекомые и другие животные проникают на большую глубину, чем на пастбищах. Этот факт в первую очередь связан с большей рыхлостью почвы, вызванной сельскохозяйственными операциями, которые в то же время обеспечивают лучшую дренажную аэрацию и большие возможности для проникновения. Гамильтон обнаружил, что личинки почвенных насекомых очень чувствительны к испарению, особенно при температуре 20 ° C и выше. В их естественной среде обитания относительная влажность воздуха во влажной почве не намного ниже насыщения, а температура почвы редко поднимается выше 20 ° -23 ° C, и то только в открытой, сухой, твердой почве, в которой эти личинки не встречаются.

Важность скорости испарения как фактора окружающей среды впервые была подчеркнута Шелфордом. По его словам, лучшим и более точным показателем различных физических условий, влияющих на наземных животных, полностью или частично подвергающихся воздействию атмосферы, является испаряющая способность воздуха. С помощью пористого чашечного атмосферометра, изобретенного Ливингстоном, Шелфорд провел важную серию экспериментов по изучению реакции различных животных на атмосферу с различной испарительной способностью, и следует обратиться к его учебнику.

Важность органического вещества, присутствующего в почве, хорошо проиллюстрирована в [таблице на стр. 152](#). Значительное увеличение численности насекомых и других животных частично связано с их непосредственным внесением вместе с навозом, а частично с их попаданием в почву в ответ на хемотропные стимулы, вызываемые ферментацией. Органические вещества влияют на фауну и другими способами; они повышают содержание влаги в почве и обеспечивают многие виды изобилием пищевых материалов. Кроме того, количество углекислого газа, присутствующего в почве, частично зависит от разлагающегося органического вещества. Гамильтон проводил эксперименты по изучению поведения некоторых почвенных насекомых в отношении различных количеств углекислого газа. Хотя его работа носит слишком ограниченный характер, чтобы быть принятой безоговорочно, она подтверждает выводы Адамса, который говорит: “Животные, которые процветают в почве, вероятно, это те, которые переносят большое количество углекислого газа и способны использовать относительно небольшое количество кислорода, по крайней мере, в течение значительных промежутков времени, например, когда почва влажная во время затяжных дождей. Таким образом, оптимальная почвенная среда обитания в очень важной степени определяется надлежащим соотношением или балансом между количеством доступного кислорода и количеством углекислого газа, которое можно переносить без травм”.

Мало что известно о присутствии аммиака в атмосфере почвы, но его присутствие в незначительных количествах, вероятно, является важным хемотропным фактором по отношению к сапрофаговым организмам, которые являются крупнейшим компонентом фауны. Значительное увеличение численности личинок двукрылых происходит при добавлении навоза со двора фермы, и это заслуживает внимания в свете экспериментов Ричардсона (1916), которые показывают, что аммиак оказывает заметное притягательное воздействие *надвукрылых*, которые проводят часть своего существования в экскрементах животных в той или иной форме.

Природа растительности, поддерживаемой почвой, имеет первостепенное значение по отношению к организмам-фитофагам, и вряд ли нужно приводить примеры того, что определенные виды почвенных насекомых зависят от наличия у них конкретных пищевых растений.

Отношение почвенных беспозвоночных к сельскому хозяйству.

Связь этих организмов с сельским хозяйством можно рассматривать с трех точек зрения: (а) их влияние на саму почву; (б) их связь с круговоротом азота; и (с) их прямое влияние на хозяйственные растения.

(а) Поведение дождевых червей как фактора, вызывающего плодородие почвы, обсуждается Дарвином в его хорошо известной работе по этому вопросу, и их действие можно кратко резюмировать следующим образом. В питании они в значительной степени сапрофаги и потребляют разлагающиеся растительные вещества, включая перегной, который они проглатывают вместе с большим количеством почвы. Дождевые черви поднимаются на поверхность, чтобы выпустить свои фекалии (“червеобразные отростки”), и в этом процессе они постоянно поднимают часть более глубокой почвы в воздух. Дарвин подсчитал, что дождевые черви ежегодно выносят на поверхность почвы в своих “слепках” достаточное количество земли, чтобы сформировать слой · 2 дюйма в глубину, или 10 тонн на акр. Их действие, наряду с атмосферой, являются главными факторами, которые обеспечивают однородность и рыхлость текстуры поверхностного слоя почвы. Посредством своих нор дождевые черви облегчают проникновение воздуха и воды в почву, в то время как их привычка перетаскивать листья и другие растительные материалы в эти норы увеличивает количество органического вещества, присутствующего под поверхностью. С этими фактами в целом согласны, но остается спорным вопрос о том, способствуют ли дождевые черви, поедая органические вещества, более быстрому превращению последних в растительную пищу, чем это происходит исключительно за счет деятельности микроорганизмов.

Почвенные насекомые и другие членистоногие, благодаря своей роющей деятельности, также играют важную роль в рыхлении почвы и тем самым облегчают аэрацию почвы и просачивание воды. Действие термитов в более теплых странах обсуждается Драммондом в его “Тропической Африке”, который сравнивает роль подземных термитов с ролью дождевых червей. Огромное количество муравьев делает их значимыми и в этом отношении, и очень немногие виды являются прямыми врагами земледельца.

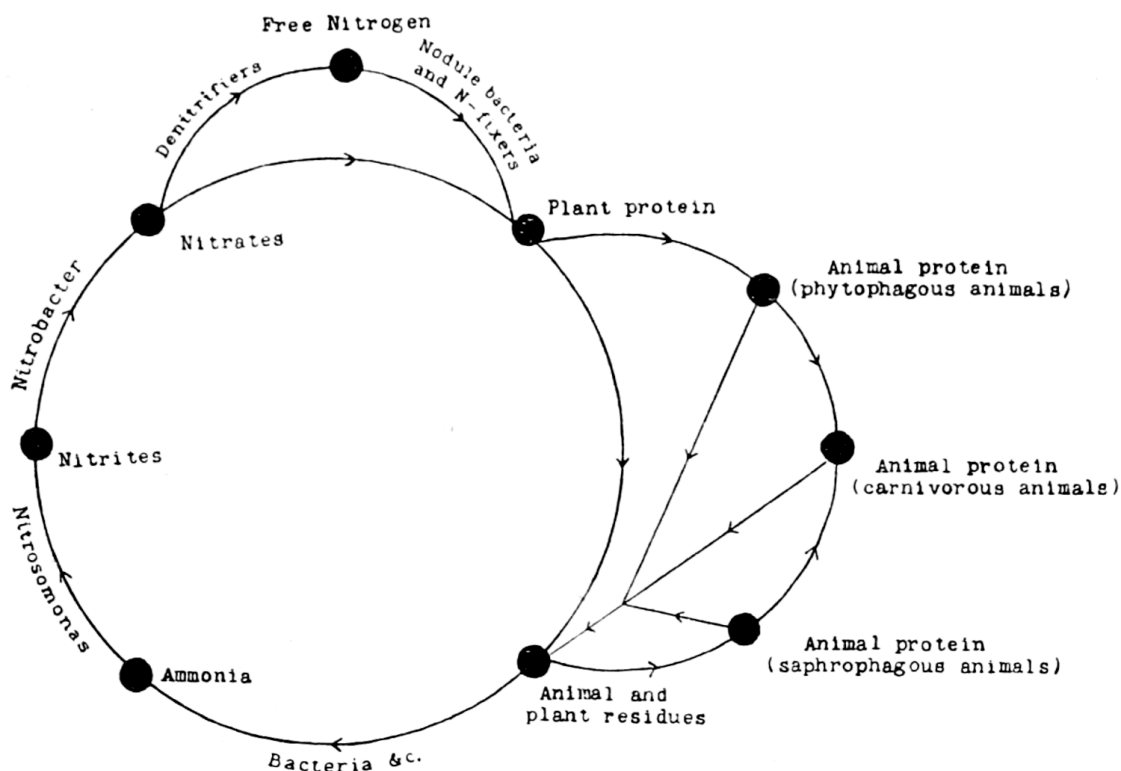


Рис. 23. Диаграмма, показывающая связь почвенных беспозвоночных (кроме простейших) с круговоротом азота.

(b) В их связи с азотным циклом (вид стр. 174) активность почвенных беспозвоночных может быть выражена схематически, как побочная цепочка процесса (рис. 23). Белки, вырабатываемые растениями, используются присутствующими животными-фитофагами в качестве азотистой пищи. Продукты жизнедеятельности последних, которые содержат азот, не используемый для роста или восполнения потерь в результате износа, возвращаются в почву. Здесь они распадаются и в конечном итоге превращаются в соли аммония, в основном под действием бактерий. Мертвые тела этих животных также расщепляются различными способами, в конечном итоге они становятся химически диссоциированными и доступными в качестве растительной пищи. Однако животные (и растительные) остатки служат пищей для большого количества сапрофагов беспозвоночных, присутствующих в почве. В этом случае азот, содержащийся в таких остатках, как бы “запирается” на некоторое время в их телах. Плотоядные виды охотятся как на сапрофагов, так и на фитофагов, но в конечном счете азот возвращается в почву после гибели этих организмов. Количество, присутствующее в телах представителей всей фауны беспозвоночных, было рассчитано Моррисом (Morris, 1922) на основе анализов, проведенных химиками из Ротамстеда. Подсчитано, что фауна навозных земель содержит около 7349 гр., или 16,2 фунта азота на акр, а фауна необработанных земель - 3490 гр., или 7,5 фунтов азота на акр. Эти количества равны соответственно содержанию азота в 103,6 фунтах и 48 фунтах нитрата соды.

Основной вопрос, затрагивающий сельское хозяйство, заключается в том, вызвана ли какая-либо заметная потеря азота присутствием этих организмов в почве. Уже упоминалось, что их азотистые отходы жизнедеятельности и их мертвые тела в конечном счете подвергаются распаду; любые потери, если таковые имеются, происходят во время последнего процесса. В

случае с более сложными соединениями это, вероятно, заключается в производстве аминокислот и их последующем гидролизе или окислении. В ходе этого процесса происходит значительная потеря азота в газообразной форме. Эти потери, которые обсуждаются на стр. 173, будут представлять собой чистый дефицит, вызванный встречаемостью беспозвоночных в почве. Против этой потери следует противопоставить благотворное действие таких организмов, как дождевые черви, которое, по всей вероятности, более чем уравнивает ее.

(с) Хорошо известно, что многие почвенные насекомые из-за их фитофагических привычек являются одними из самых серьезных врагов сельского хозяйства. Некоторые из них, а также другие классы беспозвоночных, которые также непосредственно вредны, были приведены на предыдущих страницах этой главы. Подробную информацию по этому предмету можно найти в учебниках экономической зоологии, в частности в книге Рея (1913).

УПОМЯНУТАЯ ЛИТЕРАТУРА.

Адамс, К. С., “Экологическое исследование беспозвоночных прерий и лесов”, Бюлл. Иллиной. Санкт-Петербургская лаборатория. Нац. История., 1915, xi.

Камерон, А. Э., “Общий обзор фауны насекомых почвы”, журнал. Экономика. Биол., 1913, viii. “Ассоциация насекомых местного экологического комплекса в районе Холмс-Чапел, Чешир”, пер. Roy. Soc. Edin., 1917, lii.

Дарвин, К., “Растительная плесень и дождевые черви”, Лондон, 1881.

Гамильтон, К. С., “Поведение некоторых почвенных насекомых при градиентах испаряющей способности воздуха и т.д.”, Биол. Булла., 1917, xxxii.

Моррис Х. М., “Наблюдения за фауной насекомых постоянных пастбищ в Чешире”, Энн. Приложение. Биол., 1921, vii. “О методе отделения насекомых и других членистоногих от почвы”, Булл. Энт. Отв., 1922, xiii. “Фауна насекомых и других беспозвоночных пахотных земель в Ротамстеде”, Ann. App. Biol., 1922 A, ix.

Reh, L., In Sorauer’s “Pflanzenkrankheiten,” 1913, iii.

Ричардсон, К. Х., “Притяжение двукрылых к аммиаку”, Ann. Ent. Soc. Amer., 1916, ix.

Рассел, Э. Дж., “Влияние дождевых червей на продуктивность почвы”, Журн. Сельскохозяйственные науки, 1910, iii.

Шелфорд В. Э., “Сообщества животных в Америке с умеренным климатом”, Чикаго, 1914, “Важность показателя испарения в экономических исследованиях насекомых”, журнал. Экономика. Энт., 1912, vii.

ГЛАВА X.

Химическая активность почвенного покрова и ее связь с растущим растением.

В предыдущих главах показано, что в почве обычно обитает очень смешанная популяция организмов, различающихся по размеру, от мельчайших бактерий до нематод и других, едва видимых невооруженным глазом, до более крупных животных и, наконец, дождевых червей, которых легко увидеть и с которыми можно обращаться. Все эти организмы обитают в почве и, следовательно, должны находить в ней условия, необходимые для своего роста. В первой главе мы рассмотрели запасы воды, воздуха и тепла, без которых жизнь, очевидно, невозможна. Не менее необходим источник энергии, поскольку организм нуждается в энергетическом материале так же, как двигатель нуждается в бензине, и он перестает функционировать, если не поступает достаточный запас.

Вся энергия поступает в первую очередь от солнца, если исключить неизвестную, но, вероятно, небольшую долю, поступающую от радиоактивных элементов. Но эта лучистая энергия не может быть использована почвенным населением, за исключением поверхностных водорослей; она должна быть преобразована в другой вид. На данный момент хлорофилл является единственным известным преобразователем; он фиксирует энергию солнечного света и накапливает ее в таких веществах, как гемицеллюлоза, сахар, крахмал, белок и т.д. Трансформация несовершенна; даже самые высокоурожайные культуры, выращиваемые под стеклом в настолько благоприятных условиях, насколько позволяют наши знания, используют лишь около 4% от общей энергии, доступной в течение периода роста; в естественных условиях не более 0-4 процентов. используется. Однако, как бы то ни было, энергия, заключенная в растении, представляет собой все, даже больше, чем все, что могут получить почвенные организмы.

В естественном состоянии растительность отмирает и остается на почве. Тогда могут произойти две вещи. Он может всасываться в почву дождевыми червями и другими агентами; таким образом, запас энергии распределяется в почве для удовлетворения потребностей разнообразного почвенного населения. Это нормальный случай, связанный с нормальной популяцией почвы и нормальной флорой. Если, однако, смешивающие вещества отсутствуют, мертвая растительность лежит подобно коврику на поверхности почвы, разлагаясь лишь частично, непригодная для роста большинства саженцев и эффективно препятствующая прорастанию большей части растительности внизу: таким образом, растительности вообще не остается или только очень ограниченная и особая флора. Популяция почвы также становится специализированной. Примерами могут служить торфяники и кислые пастбища.

На участках с нейтральным газоном в Ротамстеде отмершая растительность не скапливается на поверхности, а быстро разлагается или впитывается в почву, оставляя поверхность земли голой и свободной для роста рассады. На участках, обработанных кислотой, мертвая растительность долго остается на поверхности, вытесняя всю новую поросль, за исключением двух-трех трав, которые образуют подземные побеги, способные проникать сквозь подстилку, и щавеля, корни проростков которого, по-видимому, обладают способностью пробуривать волокнистый слой такого рода. Можно полностью удалить мат только за счет бактериального воздействия, если периодически добавлять достаточное количество извести, чтобы сделать реакцию нейтральной, но при отсутствии этих повторных добавлений мат сохраняется.

Мы ограничимся обычным случаем, когда дождевые черви приносят источник энергии в почву.

Как только энергия становится доступной, она начинает использоваться. Изменениями управляют два закона. Первый хорошо известен биологам: он гласит, что общая энергия системы остается постоянной и не может быть ни увеличена, ни уменьшена иначе, как извне; другими словами, эта энергия не может быть ни создана, ни уничтожена. Второй закон менее знаком: он заключается в том, что энергия, однажды преобразованная одним организмом в тепло, не может быть использована другим организмом повторно. Он не разрушается; он остается нетронутым, но бесполезен для организма. Не может быть неопределенной цепочки организмов, питающихся продуктами выделения друг друга; в пище, съеденной первым, было определенное количество энергии, и извлечь больше этого количества можно независимо от того, получает ли один организм всю пищу целиком или ею делятся другие.

Внешнее значение количества энергии, фиксированной в почве, можно получить путем сжигания почвы в калориметре, но большая ее часть недоступна почвенным организмам. Нормальные осадочные почвы Англии все еще содержат продукты разложения первоначально отложившихся на них обломков растений и животных, но с течением веков большая часть извлекаемой энергии была использована. Таким образом, популяция почвы зависит от недавно выросшей растительности, и поэтому она в значительной степени ограничена слоем, обычно в этой стране толщиной около 6 дюймов, по которому распределена недавно отмершая растительность. Ниже этого уровня может быть достаточно воздуха, воды, температуры и т.д., но источников энергии недостаточно для любого большого населения.

К сожалению, нет готовых средств для проведения различия между общим и фактически доступным количеством энергии в почве. Но нетрудно, приняв аналитический метод Ротамстеда, определить приблизительное количество энергии, которое было преобразовано за данный период. Участки в Ротамстеде периодически анализируются и составляется балансовый отчет, показывающий, сколько каждого компонента было добавлено в почву и удалено из нее за прошедший период. Для двух графиков широкополосности результаты приведены в [Таблицах XV., XVI.](#)

На затопленный участок поступает 14 тонн навоза со двора фермы в год, что превышает то количество, которое обычно вносится; с другой стороны, на незастроенный участок навоза не поступал в течение многих лет и является аномально бедным. Нормальные почвы лежат где-то между этими пределами, но имеют тенденцию скорее к значению для затопленного, чем для необработанного участка. Будет видно, что каждый акр затопленной земли теряет в среднем 41 000 калорий в день, в то время как каждый акр необработанной земли теряет в среднем 2700 калорий в день.

ТАБЛИЦА XV.—БАЛАНСОВЫЙ ОТЧЕТ МАТЕРИАЛОВ: ШИРОКОЛИСТНАЯ ПОЧВА, РОТАМСТЕД.
(Фунт за акр в год.)

скотный добавлен		Не добавлял навоз	
.	.	.	.
C.	N.	C.	N.

Добавляется в навоз со двора фермы	3600	200	ноль	ноль
Добавлено в стерню	300	3	100	1
Всего добавлено	3900	203	100	1
Взято из почвы	ноль	ноль	200	ноль
Хранится в почве 30	200	30	ноль	ноль
процентов.	3700	170	300	нулевых[Ч]
	95	84	100	нулевых

Начальное соотношение С : N в навозе со двора фермы, 18 : 1

Конечное соотношение С : N в почве, 10: 1.

[Ч] Прирост 6 фунтов. См. [стр. 173](#).

ТАБЛИЦА XVI.—ЕЖЕГОДНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЭНЕРГИИ В ПОЧВЕ: В ШИРОКИХ ПРЕДЕЛАХ. ТОЛЬКО ПРИБЛИЗИТЕЛЬНЫЕ ЗНАЧЕНИЯ.

Миллионы килокалорий на акр в год.

	скотный добавлен	Навоз Навоз добавляется.	
	.	Нил	
Добавлено в навозе	14		
добавил в стерне	2	0·3	
Общая добавлено	16	0·3	
извлекается из почвы	и не пропустит	0·5	-1
сохраняется в почве	0·5	-1	Нил
рассеивается в год	15	1	
за день: ккал	41,000	2700	
в эквиваленте до	12 человек.	$\frac{3}{4}$ человек.	
Выращенной человеческой пищи хватает на	2 человек.	$\frac{1}{2}$ человека.	

Эти цифры интересны, если учесть, что человеческая пища, произведенная на затопленной земле, дает всего 7000 калорий в день, из чего ясно, что наши сельскохозяйственные усилия до сих пор обеспечивают больше энергии почвенному населению, для которого она не предназначалась, чем для нас самих.

Этот отчет неполон; мы опустили все ссылки на окисление аммиака и элементов, отличных от углерода. Природа, по-видимому, неожиданно экономно относится к почве, и все соединения, которые могут окисляться с выделением энергии, по-видимому, имеют соответствующие организмы, способные их использовать. Даже фенол, бензол, водород и болотный газ могут окисляться и использоваться в качестве источников энергии некоторыми обитателями почвы.

Даже при такой замечательной мощности у почвенного населения недостаточно энергии для удовлетворения всех своих возможностей; наши нынешние знания указывают на то, что энергоснабжение, во всяком случае в этой стране, является фактором, ограничивающим численность населения. Увеличение подачи воды или температуры почвы не оказывает постоянного воздействия на население, но при увеличении подачи энергии численность сразу возрастает.

Существенные изменения.

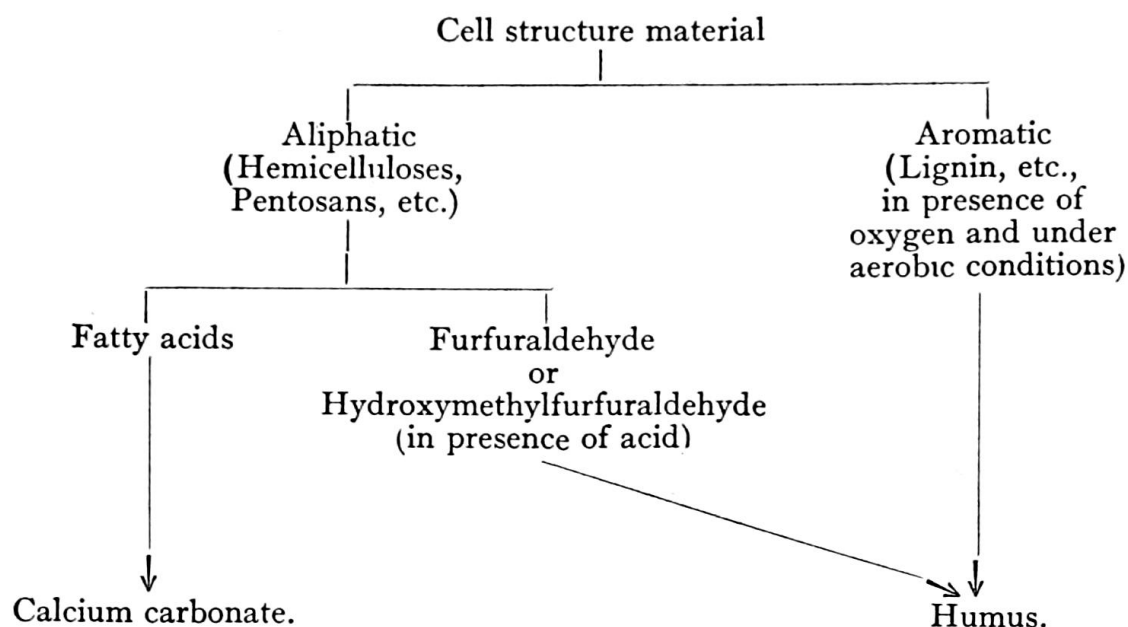
Эти преобразования энергии включают в себя преобразования материи. Исходные растительные остатки можно условно разделить на вещества, образующие структуру растения, такие как гемицеллюлозы, пентозаны, камеди, и содержимое клетки — протоплазму и продукты ее хранения, белок; кроме того, в меньшем количестве содержатся жиры, воски и другие составляющие. Некоторые из легкоразлагаемых углеводов вообще не попадают в почву, расщепляясь в результате внутриклеточного дыхания или атаки микроорганизмов. Но большая часть структурного материала — гемицеллюлозы, пентозанов и т.д. — остается.

Как только растительные остатки проходят через тела дождевых червей, они полностью разлагаются и теряют все признаки структуры.

Единственным видимым продуктом, известным на данный момент, является гумус, черное липкое вещество, характерное для почвы и навоза. Были предложены два способа образования. Известно, что углеводы, сахара, пентозаны и т.д. При разложении выделяют фурфуральдегид или гидроксиметилфурфуральдегид, и в Ротамстеде было показано, что он легко конденсируется с образованием гумусоподобного вещества, если не самого гумуса. В лаборатории реакция осуществляется в присутствии кислоты, но достаточно даже аминокислот. В почве создаются все необходимые условия, и образование гумуса может происходить именно таким образом.

Часть структурного материала — лигнина - содержит ароматические кольцевые группировки. Фишер и Шрейдер показали, что в щелочных условиях эти кольцевые вещества поглощают кислород и образуют нечто очень похожее на гумус. Вполне возможно, что таким же образом происходит образование гумуса и в почве. Являются ли эти два продукта химически идентичными, неизвестно.

Схему можно представить таким образом:—



Материал клеточной структуры

Алифатический
(гемицеллюлозы,
пентозаны и т.д.)

Жирные кислоты

Карбонат кальция.

Фурфуральдегид или
гидроксиметилфурфуральдегид (в
присутствии кислоты)

Ароматические (лигнин и
др., в присутствии
кислорода и в аэробных
условиях)

Перегной.

Распад клетки и первые стадии разложения строительного материала почти наверняка вызваны микроорганизмами. Завершат ли они этот процесс, неизвестно: чисто химические ведомства могли бы легко объяснить его часть.

Разложение белка в почве не было изучено сколь-либо подробно. Однако из того, что известно о кислотном гидролизе и гнилостных разложениях, нетрудно составить схему, которая, во всяком случае, согласуется с известными в настоящее время фактами. Вполне вероятно, что белок дает начало аминокислотам, которые затем расщепляются в результате одной из известных общих реакций.

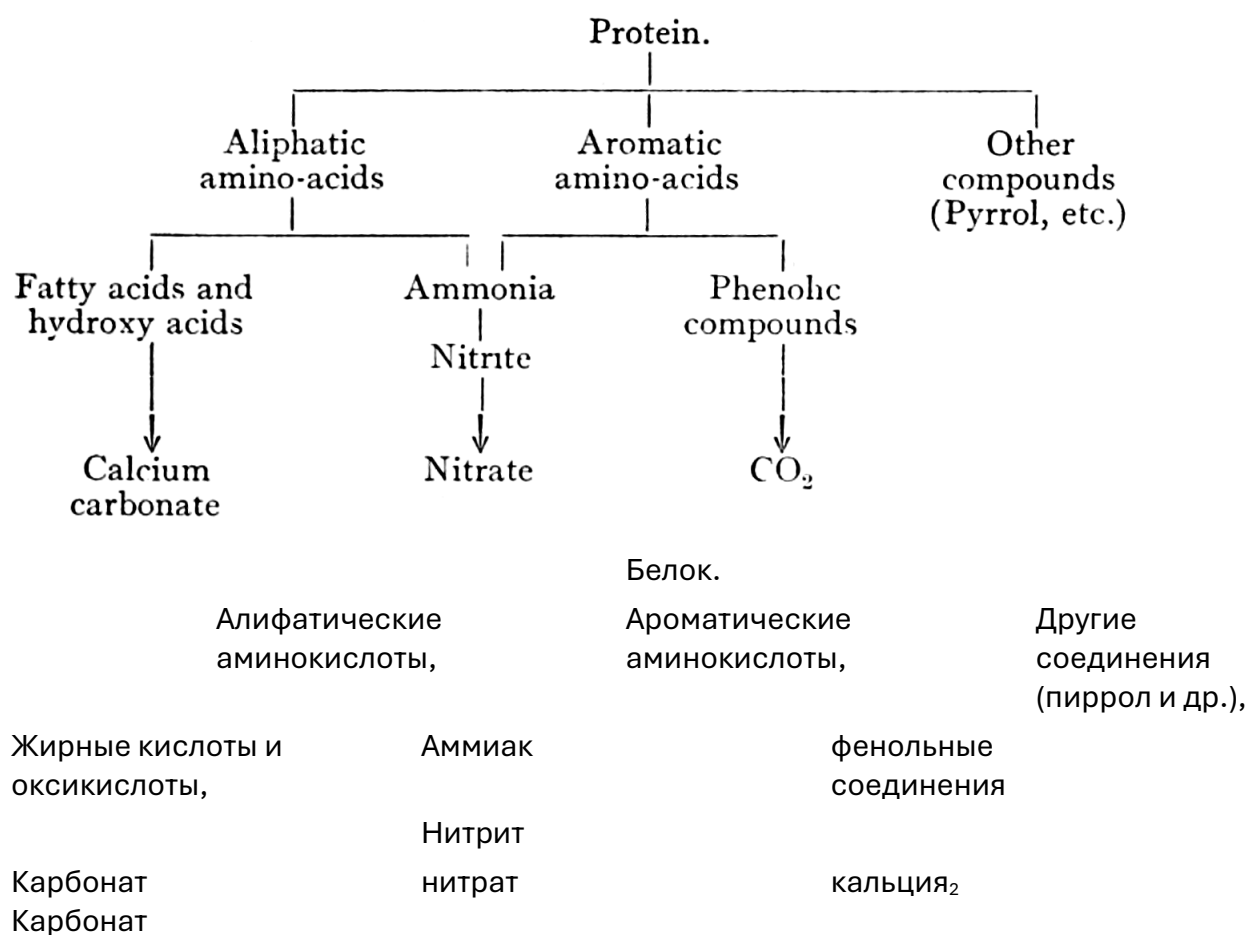
Можно ожидать образования двух типов неазотистых продуктов: алифатические аминокислоты дают начало аммиаку и жирным кислотам; они образуют соли кальция, которые расщепляются до карбоната кальция. Ароматические аминокислоты — тирозин, фенилаланин и др., на долю которых приходится около 6%. ожидается, что азот растительных белков будет давать аммиак и фенольные вещества. В настоящее время фенолы ядовиты для растений, и если бы не существовало метода их удаления, их накопление в конечном итоге сделало бы почву стерильной. На возделываемых почвах ситуация была бы еще хуже, поскольку моча коров, которая входит в состав навоза со двора фермы и является основным компонентом жидкого

навоза, содержит, по словам Мусера, не менее 0,25-0,77 грамма *p*-крезола на литр,[1] в количестве, в три-десять раз превышающем количество, присутствующее в моче человека. К счастью, такой случайности никогда не возникает, поскольку почва содержит замечательный набор организмов, способных разлагать фенолы и делать почву полностью пригодной для роста растений. Это дает интересный пример организма — в данном случае растения, — хорошо растущего в среде, несмотря на некоторые неблагоприятные условия, не потому, что оно специально приспособлено для удовлетворения этих условий, а потому, что какой-то совершенно другой агент устраняет их.

[1] Мусер, Zeitschrift physiol. Chemie., 1909, lxxiii., 176. Фенола обнаружено не было. Возможно, что *p*-крезол не полностью образуется из белка, но часть его поступает из глюкозидов, содержащихся в пище животных.

Другие кольцевые соединения, например пиррол, образуются в меньших количествах при разложении белка, но их судьба в почве неизвестна.

Мы можем резюмировать вероятные изменения белка следующим образом:—



Следует признать, что доказательства носят косвенный характер. Скорость окисления аммиака бактериями в почве выше скорости образования, так что аммиак практически никогда не

обнаруживается в почве в количествах, превышающих минимальные (1 или 2 части на 1 000 000); действительно, единственным доказательством его образования долгое время был тот факт, что никакое соединение, кроме аммиака, не могло быть окислено нитрифицирующим организмом. Однако впоследствии в Ротамстеде было показано, что аммиак накапливается в почвах, в которых был уничтожен нитрифицирующий организм.

О механизме окисления аммиака ничего не известно, кроме того факта, что оно является биологическим; химическую реакцию нелегко осуществить при обычных температурах. Возможно, организм усваивает аммиак на одном конце цепочки метаболических процессов и выводит нитраты на другом. Или реакция может быть просто прямым окислением в энергетических целях, при котором аммиак превращается в гидроксилламин, а затем в азотистую кислоту.

Нитраты недолго остаются в почве. Часть их поглощается растением, а часть вымывается из почвы. Однако часть либо самого нитрата, либо одного из его предшественников превращается в нерастворимую форму: вероятно, под действием микроорганизмов он превращается в белок; затем он снова проходит весь процесс.

Это общие очертания; они не представляют особых химических трудностей. Однако, когда мы переходим к деталям, многое остается непонятным.

Прежде всего, это медленная скорость, с которой сложные соединения азота исчезают из почвы по сравнению со скоростью окисления углерода. Таким образом, в исходных растительных остатках содержится примерно в сорок раз больше углерода, чем азота: до того, как они долго пробудут в почве, углерода будет всего в десять раз больше, чем азота; это, по-видимому, стабильное положение. В чем причина такого преимущественного окисления углерода? Объяснения пока дать нельзя.

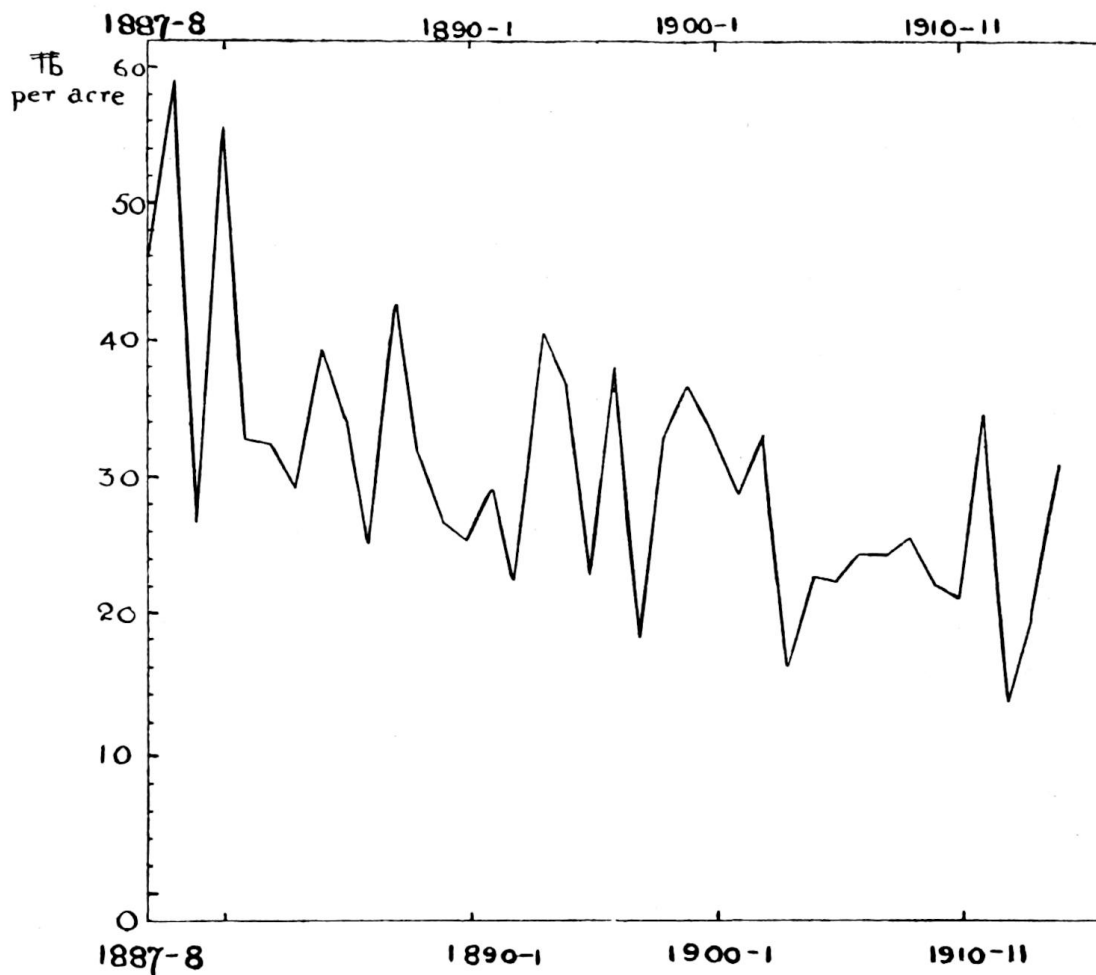


Рис. 24.

Ось X: 1887-8 1890-1 1900-1 1910-11

По оси Y: lb за акр

Не менее сложная проблема возникает в связи с продолжительностью продолжения процесса. Разложение азотных соединений в почве, по-видимому, никогда не бывает полным; оно продолжается бесконечно. В 1870 году Лоус и Гилберт отрезали кусок почвы от окружающей местности и подрыли его, чтобы можно было собрать и проанализировать дренажную воду. С того времени и по настоящее время почва оставалась свободной от растительности или добавления азотистых соединений; однако она никогда не переставала давать нитраты, и ежегодный урожай снижается очень медленно (Рис. 24). Та же особенность наблюдается и в урожайности сельскохозяйственных культур на незастроенных землях: она снижается, но очень постепенно; даже по прошествии восьмидесяти лет процесс далек от завершения, и нет никаких признаков того, что он когда-нибудь закончится.

ТАБЛИЦА XVII. ПРИБЛИЗИТЕЛЬНЫЕ ПОТЕРИ АЗОТА ИЗ ВОЗДЕЛЫВАЕМЫХ ПОЧВ: ПОЛЕ ПШЕНИЦЫ С ШИРОКИМ СТЕБЛЕМ, РОТАМСТЕД, СОРОК ДЕВЯТЬ ЛЕТ (1865-1914 гг.)

	Богатая почва: Участок 2 фунта на акр.	Бедные Почвы: Участок 3. Фунт. за акр.	
Азота в почве в 1865	·175 процентов. = 4340	·105 процентов. = 2720	
добавкой азота в навозе, дождь (5 фунтов. годовых), и семя (2 фунта. годовых)	10,140	340	
азота ожидается в 1914	14,480	3060	
азота найдено в 1914 году	·259 процентов. = 5950	·095 процентов. = 2590	
потери из почвы азота приходится в посевах	8530	470	
	2500	750	
баланса, будучи мертвым потери	6030	-280	[Дж]
ежегодные убытки	123	- 6	[Ж]

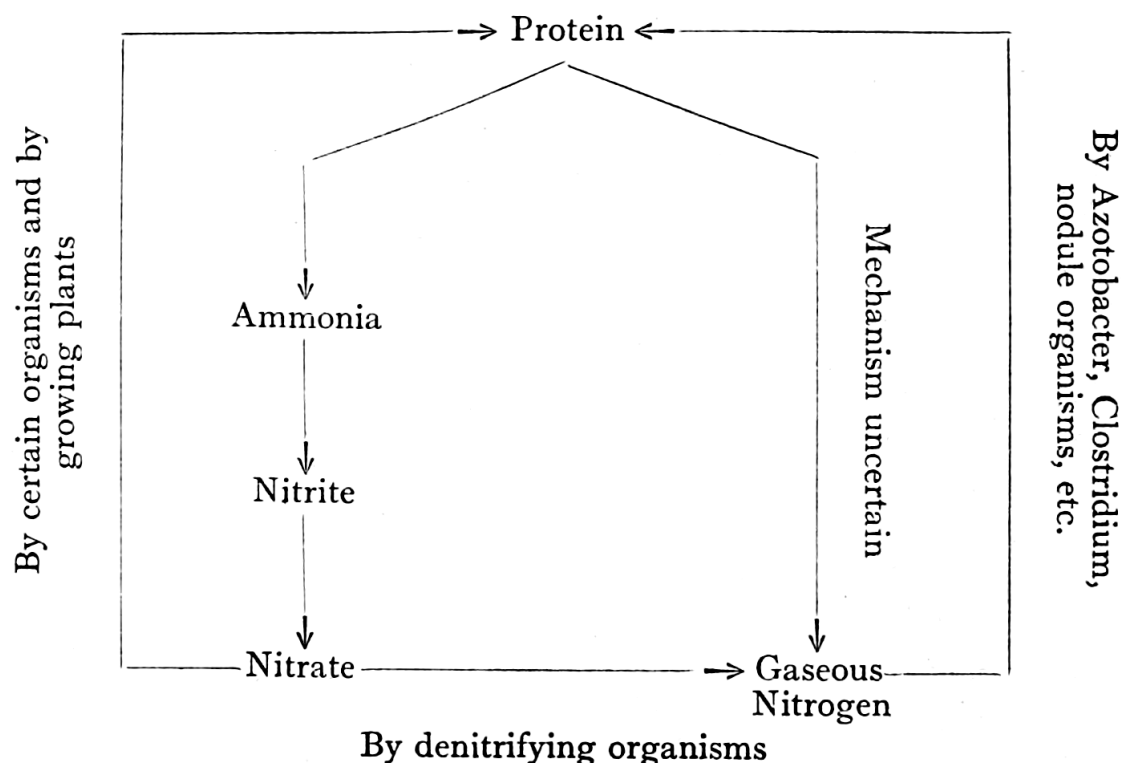
[Дж] выигрыш. Возможно, это результат действия бактерий.

Еще одним замечательным фактом, связанным с разложением азотных соединений, является то, что оно, по-видимому, неизменно сопровождается выделением газообразного азота. По-видимому, есть два случая. В анаэробных условиях многие почвенные организмы способны получать необходимый им кислород из нитратов, вызывая тем самым изменение в молекуле, которое в некоторых случаях приводит к выделению газообразного азота; но тот же результат, по-видимому, достигается и в аэробных условиях, особенно когда углерод быстро окисляется.

Возможно, что реакция такая же, и что, несмотря на общие аэробные условия, локально существует анаэробная атмосфера. Но также возможно, что при некотором прямом окислении белка или аминокислот может образовываться газообразный азот. Как бы это ни было вызвано, это влияет на значительную долю всего запаса азота и становится более серьезным по мере интенсификации культивирования. Таким образом, на участке с широколиственными кустарниками, получающем навоз со двора фермы, потери особенно велики; на незастроенном участке они не могут быть обнаружены. Азотный баланс представлен в [таблице XVII](#).

Однако окисление углеродсодержащего вещества не всегда сопровождается чистой потерей азота; при других обстоятельствах имеет место чистый прирост. В естественных условиях, по-видимому, всегда росла какая-то бобовая растительность; следовательно, прирост может быть приписан активности клубенькового организма. Однако в ходе экспериментов с горшками было обнаружено, что путем добавления сахара в почву можно добиться увеличения содержания азота там, где нет бобовой растительности, и это объясняется активностью *Azotobacter*.

Азотный цикл, наблюдаемый в почве, выглядит следующим образом:—



Белок

некоторыми организмами и
растущими растениями

Аммиак
Нитриты
нитрат

Механизм
неизвестен
газообразный
азот

Азотобактериями, клостридиями,
клубеньковыми организмами и т.д.

денитрифицирующими организмами

Процесс разложения других соединений в растениях изучен весьма слабо. Известно, что часть, если не вся, серы находится в виде сульфата, а часть фосфора - в виде фосфата. Несомненно, что растительные компоненты разлагаются, поскольку нет никаких признаков их накопления в почве. Они могут оказывать преходящий эффект, но нет ничего, что свидетельствовало бы о постоянстве. Токсичные условия, которые вызывают проблемы при работе с чистыми культурами организмов на определенных питательных средах, насколько известно, не возникают в почве. Все попытки обнаружить бактериотоксины или токсины растений в нормальных почвах потерпели неудачу. Продукт, токсичный для одного организма, кажется полезным питательным веществом для другого, и поэтому смешанная популяция сохраняет почву здоровой для всех своих членов.

Существует мало точных сведений о роли различных представителей почвенного населения в возникновении этих изменений.

В общих чертах нам известно, что дождевые черви влияют на распределение растительных остатков в почве и служат для их разложения; однако нет никаких доказательств того, что они играют какую-либо существенную роль в разложении. Многие корни и другие фрагменты не проходят через этот процесс; наблюдения показывают, что грибы могут проникнуть внутрь, и за ними могут последовать нематоды, которые продолжают распад. Возможно, некоторые жгутиконосцы помогают, и, конечно же, бактерии. После этого ни в чем нельзя быть уверенным. Мы не можем с уверенностью приписать какую-либо конкретную реакцию разложения какому-либо конкретному организму, за исключением окисления фенольных веществ, превращения аммиака в нитрит и нитрат и фиксации азота. За этими исключениями многие организмы, по-видимому, способны вызывать реакции, и действительно, некоторые из реакций могут быть чисто химическими и независимыми от биологических факторов.

Взаимосвязи между популяцией в почве и плодородием почвы легко сформулировать в общих чертах, но они ни в коем случае не являются четкими, когда речь заходит о деталях; плодородие - это сложное свойство, и некоторые из его факторов не зависят от почвенных микроорганизмов.

Общие отношения между растениями и почвенными организмами являются отношениями полной взаимозависимости. Растущее растение фиксирует энергию солнца и преобразует ее в форму, пригодную для использования почвенными организмами; без растения они не могли бы существовать. Растение в равной степени зависит от почвенных организмов, по крайней мере, в двух направлениях: их мусорное действие удаляет отмершую растительность, которая, будучи скопленной на поверхности почвы, эффективно препятствовала бы росту большинства растений. Кроме того, растение зависит от количества нитратов в почве. Ничего не известно об относительной эффективности различных почвенных организмов в качестве поглотителей. Многочисленные грибы и бактерии являются эффективными продуцентами аммиака, предшественника нитратов; однако неизвестно, действуют ли таким образом жгутиконосцы и такие высшие формы, как нематоды.

Эта широко распространенная способность производить аммиак делает невозможным, исходя из наших нынешних знаний, рассматривать какую-либо конкретную группу организмов как *по преимуществу* способствующих фертильности. Действительно, безопаснее всего не пытаться этого делать. Основная цель деятельности почвенного организма - получение энергии и клеточного материала для себя; любая польза для растения является чисто случайной. Для получения клеточного материала ему необходимы азот и фосфор; здесь он конкурирует с растением. Если оно производит больше аммиака, чем использует, другими словами, если для получения энергии оно перерабатывается на азотистые соединения, то растение выигрывает. С другой стороны, если растение поглощает больше аммиака, чем производит, как это происходит, когда оно получает свою энергию из неазотистых веществ, страдает растение. Таким образом, внесение пептона в почву или увеличение численности бактерий, осуществляемое без добавления внешней энергии (например, путем частичной стерилизации), приводит к увеличению поступления аммиака и, следовательно, к повышению плодородия. Но добавление сахара в почву вызывает столь значительное увеличение численности бактерий и других организмов, что происходит значительное поглощение аммиака и нитратов, и плодородие на некоторое время снижается.

Оба действия происходят в почвах, частично стерилизованных органическими веществами, такими как фенол, которые используются некоторыми почвенными организмами; сначала наблюдается значительный рост численности этих конкретных организмов с понижением содержания аммиака и нитратов, затем падение до нового уровня, более высокого, чем старый, и увеличение производства аммиака и нитратов в результате эффекта частичной стерилизации.

Тогда мы должны рассматривать почвенную популяцию как полностью заинтересованную в самосохранении и лишь случайно приносящую пользу растению, иногда даже причиняющую ему вред; всегда необходимую, но всегда приносящую свои потери, а иногда и тяжелые потери, в питательных веществах, которые она производит для растений.

Этот эффект затрудняет вывод простых количественных зависимостей между бактериальной активностью и плодородием почвы, и сложность усугубляется тем фактом, что бактерии и растения могут как пострадать, так и принести пользу по одним и тем же причинам, так что высокое количество бактерий в плодородной почве не обязательно является причиной, а может быть просто результатом плодородия.

Тот факт, что определенные почвенные организмы — бактерии, водоросли и грибы — сами усваивают аммиак и нитраты, может объяснять поразительную медленность накопления нитратов, о чем уже говорилось. Белок, образовавшийся из усвоенного азота, остается в телах организмов, живых или мертвых, до тех пор, пока не начнется разложение. Нетрудно представить себе цикл событий, при котором большая часть образующихся нитратов сразу же реабсорбируется другими организмами, и лишь малая часть фактически выбрасывается в почву. Такой процесс мог продолжаться почти бесконечно до тех пор, пока оставался какой-либо углеродистый материал.

Наконец, мы подходим к очень интересной проблеме — возможно ли контролировать заселение почвы?

Эта проблема может показаться излишней ввиду только что упомянутых трудностей. Однако некоторые его аспекты определены довольно четко.

Во-первых, некоторые организмы, по-видимому, полностью вредны для растения; среди них паразитические черви-угри, грибы и бактерии, вызывающие болезни.

Борьба с этими организмами может быть осуществлена путем частичной стерилизации, и из всех методов тепло является наиболее эффективным, но оно дорогостоящее, и в настоящее время предпринимаются попытки заменить его химической обработкой. Результаты многообещающие, но исследование трудоемкое; организмы демонстрируют специфические взаимосвязи, и при поиске достаточно сильного и удобного яда необходимо в каждом конкретном случае исследовать взаимосвязь между химическим составом и токсичностью для конкретного организма. Формальдегид обычно эффективен против грибов, а крезолы, и особенно их хлор- и хлорнитропроизводные, эффективны против животных (червей-угрей и т.д.).

Одна группа организмов полностью полезна - это организмы, связанные с бобовыми растениями. Предпринимались попытки усилить их активность путем инокуляции почвы более сильными штаммами. Практические трудности все еще остаются очень значительными, но есть надежда, что они могут быть преодолены.

Также возможно изменить баланс численности почвенных организмов в определенных направлениях. Можно вызвать временное, если не постоянное, размножение особых групп почвенных организмов путем удовлетворения их особых потребностей. Таким образом, когда почва нагревается выше 100 ° С. Она становится особенно подходящей для роста грибов и совершенно непригодной для определенных бактерий, таких как нитрифицирующие организмы и другие; если эта нагретая почва заражена нормальной почвенной популяцией, грибы развиваются в значительной степени. Клубеньковые организмы, по-видимому, стимулируются добавлением навоза со двора фермы и фосфатов, а разрушающие фенол организмы - последовательными небольшими добавками фенола.

Наконец, помимо борьбы с болезнетворными организмами, можно значительно изменить популяцию в почве с помощью частичной стерилизации при температуре всего около 60 ° С или такого яда, как толуол, который благоприятен для немногих почвенных организмов. Эта проблема уже обсуждалась в [Главе I](#).

Контроль над почвенным населением все еще находится в зачаточном состоянии, но он уже обещает полезные разработки. Однако нельзя слишком сильно настаивать на том, что единственной надежной основой контроля является знание, и мы не можем надеяться продвинуть контроль дальше, пока не узнаем гораздо больше о населении почвы, чем нам известно в настоящее время.

НАПЕЧАТАНО В ВЕЛИКОБРИТАНИИ ИЗДАТЕЛЬСТВОМ UNIVERSITY PRESS, АБЕРДИН

Примечания переписчика

Непоследовательное и архаичное или необычное написание, заглавная буква, выделение курсивом, расстановка переносов и т.д. Были сохранены, если не указано ниже. Названия и классификации организмов, используемые в книге, не всегда соответствуют современным названиям и классификациям; они не были изменены.

В зависимости от используемого аппаратного и программного обеспечения и их настроек не все элементы могут отображаться так, как задумано.

Страница 14, таблица, нижняя правая ячейка: приведенные данные в сумме дают 8, а не 9.

Страница 47, размер ·9 × ·18: в исходном документе не указаны единицы измерения; предположительно, размеры указаны в микронах.

Страница 118, примечание 8с (2×): эта заметка не существует.

Предметный указатель, запись *Zygorrhynchus mœlleri*: также относится к *Zygorrhynchus vuilleminii*.

Внесенные изменения:

Сноски, таблицы и иллюстрации были удалены из абзацев текста.

Несколько незначительных очевидных типографских, пунктуационных и орфографических ошибок (включая ударения) были исправлены автоматически. В нескольких случаях орфографические различия (в основном в именах собственных) между текстом и указателем и концевыми сносками были стандартизированы. В указателях и таблицах некоторые пометки ditto были заменены на повторенный текст. Ссылки на некоторые страницы были исправлены для указания правильного номера страницы.

Текст в пунктирном поле отсутствует как таковой в исходном документе, но был переведен с иллюстрации для разборчивости и удобства использования. Некоторые столы были переставлены или разделены по ширине.

Страница 28, 29: "Макбет" изменен на "МаКбет", как и везде (в авторском указателе записи "Макбет" и "МаКбет" объединены).

Страница 32, формула: 30 изменена на 30.

Страница 58: Из Барнфилда, ... изменено на Из Барнфилда,

Страница 85: закрывающая скобка удалена после ... Таблица VII. и рис. 13.

Страница 90, таблица VIII, столбец 5: 350·000 и 150·000 изменены на 350 000 и 150 000.

Страница 97: Ни одно существо не лжет и не умирает само по себе, ... изменено на Ни одно существо не живет и не умирает само по себе, ...

Страница 104: Danske Aerofile Изменен на Danske Aërofile Alger.

Page 114: Recherche sulla Malattia del Riso ... changed to Ricerche sulla Malattia del Riso

Страница 115: ... sur de polymorphisme ... изменен на ... sur le polymorphisme

Страница 116: примечания к литературе 38 (Роббинс) и 48 (Шиндлер) изменены на 33 и 34 соответственно.

Страница 120: Zygorrhynchus vuillemini изменен на Zygorrhynchus vuilleminii, как и везде.

Страница 126: ссылки на Ваксмана[24] и [24e] изменены на [25] и [25e].

Page 129: ... préparée de la pres de Russum ... изменен на ... préparée de la terre humeuse du Spanderswoud, près de Bussum

Страница 134: ссылка на Кохши[24] изменена на [34].

Page 143: Sämenbildung changed to Säurenbildung (entry 5); Wurzelbranderregern im Baden changed to Wurzelbranderregern im Boden (entry 11).

Страница 144: ... Umwandlung von Aminosamen in Oxysämen ... изменен на ... Umwandlung von Aminosäuren in Oxysäuren; ... Wirkungen der Schimmelze ... изменен на ... Wirkungen der

Schimmelpilze; Концентрация водорода и железа заменена на концентрацию ионов водорода.

Page 145: Ztschr. f. Garungs. Физиол. изменено на Ztschr. f. Gärungsphysiol.

Page 146: einige Pilze gegen Hemizellulosen changed to einiger Pilze gegen Hemicellulosen.

Страница 157: Такие реакции известны как хемотропизм ... изменено на Такие реакции известны как хемотропизм

Страница 170: ... альфа-аминокислоты ... изменено на ... алифатические аминокислоты